

Journal
de l'Anatomie
et de la Physiologie
normales et pathologiques
de l'Homme et des Animaux
(Année 1913)

COULOMMIERS

Imprimerie Paul Brodard.

Journal de l'Anatomie et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine
de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine
de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé
à la Faculté de médecine
de Paris.

G. LOISEL
Directeur
du Laboratoire d'Embryologie générale
à l'Ecole des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé
à la Faculté de médecine
de Toulouse.

QUARANTE-NEUVIÈME ANNÉE. — 1913

Avec 30 planches hors texte et 153 figures dans le texte.

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

XLIX[e] ANNÉE, 1913. N° 1. — JANVIER-FÉVRIER

Journal de l'Anatomie et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

G. LOISEL
Directeur du Laboratoire d'Embryologie générale à l'École des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Toulouse.

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS



TABLE DES MATIÈRES DU N° 1

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro	6 fr. »
Un an, pour Paris	30 »
— pour les départements et l'étranger	33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;

2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;

Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique.*

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

Journal
de l'Anatomie
et de la Physiologie
normales et pathologiques
de l'Homme et des Animaux

Recherches sur la structure, l'évolution et le rôle de la Vésicule ombilicale de l'Homme

Par A. BRANCA

(Planches I a III.)

INTRODUCTION

Le mémoire que je publie aujourd'hui fait suite à mes premières recherches sur l'endoderme vitellin[1] : j'y examine la structure, l'évolution et le rôle de la vésicule ombilicale dans l'espèce humaine. J'espère, ultérieurement, compléter ce travail par l'étude du sac vitellin, chez divers types de vertébrés.

De technique, je ne parlerai guère ici ; mes pièces ont été fixées, pour la plupart, dans le formol, le Bouin ou dans mon liquide acéto-picro-formo-mercurique. Elles ont été colorées de diverses façons, mais surtout dans l'hématoxyline ferrique. Je regrette de n'avoir pu rassembler de matériel humain, traité par les méthodes mitochondriales, comme j'ai pu le faire pour la vésicule ombilicale de la Chauve-souris et pour celle du Lapin.

1. 1908. A. Branca, Recherches sur la vésicule ombilicale de l'homme (*Annales de Gynécologie et d'Obstétrique*, n° 10).

Ce travail, je n'aurais jamais pu l'entreprendre sans l'aide que m'ont fournie MM. I. Broman, Cazeaux, Couvelaire, Debeyre, M. Duval, Félizet, Lequeux, de Kervily, Nicolas, Potocki, Tourneux. J'ai plaisir à les assurer de ma très vive et très sincère reconnaissance. Tous m'ont fourni des matériaux précieux, plus rares qu'on ne saurait le croire de prime abord.

C'est aussi pour moi un devoir et une joie d'adresser mes remerciements au professeur Hubrecht. En le faisant, j'oublie la délicatesse et la cordialité de son accueil pour dire seulement ici que ses admirables collections m'ont été libéralement ouvertes. J'ai pu, de la sorte, prendre connaissance de la vésicule ombilicale des Primates qui m'intéressait au plus haut point, et la comparer au sac vitellin de l'homme [1].

PREMIÈRE PARTIE

STRUCTURE DE LA VÉSICULE OMBILICALE

CHAPITRE PREMIER

Observations personnelles.

I. *La paroi vésiculaire.* — C'est un caractère absolument constant de toutes les vésicules que j'ai eu l'occasion d'examiner de présenter des variations considérables dans l'épaisseur de leur paroi [2].

Au cours de l'évolution, la lumière de la vésicule, primitivement arrondie, se réduit progressivement; elle se transforme en une fente aplatie qui finit, souvent, par disparaître. En revanche, la paroi vésiculaire va s'épaississant jusqu'au terme de la grossesse : un tel processus est banal dans le développement de la plupart des organes : inutile de s'y arrêter.

1. On trouvera, dans des notes, disséminées dans ce mémoire, ces renseignements qui concernent la vésicule ombilicale des Primates.

2. Il va sans dire que je laisse de côté les épaississements apparents qui sont dus uniquement à l'obliquité des coupes.

Mais indépendamment des modifications que l'âge est susceptible d'apporter, l'examen de la paroi vésiculaire, nous apprend un second fait : la vésicule d'un embryon donné présente des variations d'épaisseur considérables qu'on ne relève jamais sur l'intestin[1].

La paroi de telle vésicule jeune[2] varie de 12 à 245 μ; elle est vingt fois plus épaisse en certaines régions qu'en d'autres : c'est là une particularité des plus remarquables. Si sa constation est aisée, son explication ne l'est point, sur les vésicules jeunes, tout au moins.

A des stades plus avancés de l'évolution, des reliefs apparaissent; on les trouve tantôt sur la surface externe, tantôt sur la surface interne du sac vitellin.

Disposés sous forme de *nodules* ou sous forme de *bandes* continues, de longueur plus ou moins considérable, les accidents de terrain que porte la face externe de la vésicule relèvent de trois facteurs principaux, et c'est bien à tort que Jordan attribue ces reliefs aux seuls bourgeons émanés de l'endoderme vitellin[3].

Les uns sont déterminés par de simples épaississements du tissu conjonctif de la vésicule. Ils ont été signalés pour la première fois par Eternod sur un embryon humain de 2 mm. 11. Sur l'une des jeunes vésicules que j'ai examinées, ces reliefs se rapportent à deux types. Les uns, répartis sur un segment du sac vitellin, sont petits et disposés parallèlement, côte à côte, comme les dents d'un peigne; les autres, plus volumineux, sont disséminés, ici et là, sur la surface vésiculaire; ils sont coniques, hémisphériques ou claviformes.

D'autres saillies sont provoquées par l'endoderme vitellin. Cet endoderme, à un certain moment de son évolution, émet des bourgeons, pleins ou creux, et ces bourgeons, que F. Tourneux signala dès 1889, soulèvent l'endothélium splanchno-pleural par leur extrémité profonde.

1. Dont on connaît les connexions étroites avec la vésicule.
2. C'est-à-dire dépourvue de diverticules et de gros vaisseaux.
3. On peut les observer, en effet, avant que l'endoderme n'émette de bourgeons et de diverticules.

Les reliefs d'origine vasculaire[1] sont des plis longs et volumineux. Ils sont si longs qu'on peut les suivre, à l'aide des coupes en série, sur presque toute l'étendue de la vésicule. Leur diamètre atteint souvent 300, 400 μ ; je l'ai vu dépasser 700 μ sur l'une des pièces que j'ai examinées.

Enfin, certaines des saillies que porte la vésicule ombilicale, à sa face superficielle, reconnaissent des facteurs complexes. Il n'est pas rare, par exemple, de voir des reliefs déterminés, à la fois, par les vaisseaux omphalo-mésentériques et par les bourgeons émanés de l'endoderme vitellin.

Ces reliefs, d'origine si diverse, ne coexistent pas sur une même vésicule.

Ceux qui représentent de simples épaississements du tissu conjonctif sont le propre des vésicules jeunes.

Ceux qui sont provoqués par l'endoderme vitellin caractérisent la phase d'état de la vésicule, telle que nous la définirons ultérieurement.

Quant aux crêtes déterminées par les vaisseaux, on les constate soit à la phase d'état, soit au début de la période de régression de la vésicule ombilicale.

Les reliefs sont d'observation moins fréquente à la face interne du sac vitellin ; ils sont dûs soit à des diverticules transformés en kystes, soit aux vaisseaux du sac vitellin. Il y a plus : un kyste volumineux ou un gros vaisseau peut traduire sa présence sur les deux faces de la vésicule, à la fois.

II. *L'endoderme vitellin.* — L'*endoderme* qui revêt la face interne de la vésicule se montre sous deux aspects. C'est tantôt un épithélium simple, et tantôt un épithélium stratifié.

A. — L'*épithélium simple* représente, à coup sûr, la forme ori-

1. Chez Tarsius les vaisseaux déterminent également des saillies, soit sur la face externe (Tarsius, n° 701, collect. Hubrecht), soit à la fois sur les deux faces du sac vitellin (Tarsius, n° 710, collect. Hubrecht). Il en est de même chez le Singe (Selenka).
Chez Cercocebus cynomolgus (n° 271, collect. Hubrecht) le mésoderme dessine des festons à convexité externe, au niveau de l'intestin comme au niveau de la vésicule qui lui fait suite.

ginelle et, probablement aussi, la forme ultime de l'endoderme vitellin; à la période d'état, l'épithélium simple alterne avec des plages d'épithélium stratifié; il siège, alors, en général, au-dessus des gros vaisseaux qui courent dans l'épaisseur de la vésicule.

Cet épithélium revêt le type prismatique et exceptionnellement le type pyramidal. Haute de 18 à 25 et même parfois de 38 à 48 μ, large de 10 à 30 μ, la cellule s'implante sur le tissu conjonctif par une base plane ou arrondie. Son pôle apical est encadré par une bandelette de fermeture; il porte souvent des différenciations (bordure en brosse, cils) sur lesquelles nous reviendrons bientôt. Les flancs de la cellule sont droits, arrondis ou irrégulièrement découpés.

La cellule est individualisée par un noyau unique, et parfois double. En pareil cas, les deux noyaux sont accolés ou écartés l'un de l'autre; ils sont superposés, juxtaposés, ou de situation variable l'un par rapport à l'autre.

Le noyau, sphérique ou ovoïde (10 sur 20 μ), est entouré d'une membrane nucléaire toujours très nette. Il est pourvu d'un nucléole volumineux (5 μ), sphérique, le plus souvent unique; parfois, cependant, il existe deux ou trois nucléoles; ces nucléoles multiples sont de taille notablement inférieure au nucléole unique qu'il est de règle d'observer. Ni Norberg, ni moi, n'avons trouvé, comme Jordan, cinq à six nucléoles dans un seul noyau. En revanche j'ai vu ce nucléole s'entourer parfois d'une écorce incomplète de chromatine. Le suc nucléaire est traversé par un réticulum délicat, encroûté de chromatine; dans certains cas, pourtant, ce réticulum est invisible; le champ nucléaire est alors occupé par un semis de fines granulations chromatiques, éparses au sein d'un suc nucléaire que colorent faiblement les teintures basiques, telles que l'hématoxyline.

Le pôle libre de la cellule est encadré par des bandelettes de fermeture. Sur les cellules coupées tangentiellement à leur extrémité libre, ces bandelettes dessinent un carrelage, régulièrement polygonal, vivement coloré par l'hématoxyline ferrique. Sur les coupes perpendiculaires à la surface de l'organe, l'aspect de ces formations est bien différent. La coupe passe-t-elle par un espace intercellulaire? le pôle apical de la cellule paraît limité par un trait continu,

rectiligne, d'égale épaisseur, net comme s'il était tracé à l'encre de Chine. La coupe traverse-t-elle la cellule épithéliale? Deux points ou deux bâtonnets courts marquent la place de la bandelette de fermeture, sectionnée perpendicalement à son grand axe.

D'autres détails de structure méritent d'être notés que j'ai signalés en 1908. Par endroits l'extrémité libre de l'endoderme vitellin se montre hérissée de bâtonnets courts, assez épais, tassés les uns contre les autres. J'ai longtemps hésité pour savoir s'il s'agissait là d'un plateau strié ou d'une bordure en brosse; je penche aujourd'hui en faveur de cette dernière hypothèse.

On peut aussi trouver, exceptionnellement, des garnitures de cils, assez longs, dont la base demeure encrassée d'hématoxyline quand la différenciation dans l'alun de fer n'a pas été poussée très loin. S'agit-il là de cils vibratiles ou de poils immobiles? Je ne saurais le dire faute d'avoir pu observer des cellules vivantes. En tout cas, ces dernières formations sont d'une observation exceptionnelle, mais incontestable. De même que la bordure en brosse, dont Norberg vient de confirmer l'existence (1912) et qu'il qualifie de « Pseudo-stäbchensaum », elles existent seulement à la période d'état. Elles font toujours défaut sur les vésicules en voie de régression.

Jordan n'a pas retrouvé au pôle libre dés cellules vitellines ces diverses différenciations (bandelettes de fermeture, brosses, cils ou poils) que j'avais signalé dès 1908. S'il les avait observées, je serais le premier à m'en étonner. En histologie, les images qu'on obtient sont fonction des méthodes qu'on met en œuvre. La fixation dans le formol à 5 p. 100, la coloration en masse dans le carmin, la surcoloration dans la safranine aqueuse sont excellentes pour des recherches morphologiques. Elles ne constituent pas, que je sache, une méthode cytologique de choix. Que Jordan change de technique, et il ne manquera pas d'observer, comme moi, des détails de structure dont la constatation n'est qu'un jeu pour qui possède un tant soit peu de doigté[1].

1. L'endoderme ombilical est parfois identique à l'endoderme intestinal (Tarsius, n° 701, collect. Hubrecht); parfois, il est plus bas (Tarsius, n° 583, collect. Hubrecht). On peut aussi trouver l'endoderme ombilical relativement bas sur la région voisine de

J'en viens à la structure de l'endoderme vitellin.

Le protoplasma de la cellule vitelline est le plus souvent finement grenu. Je l'ai parfois vu semé de très fines granulations que l'hématoxyline au fer colorait en noir d'ivoire. Le corps cellulaire est parfois pourvu d'une ou de plusieurs vacuoles, assez régulièrement arrondies, parfois plus volumineuses que le noyau. Le protoplasma qui circonscrit ces vacuoles se colore parfois, à la façon d'une mince membranule, et ces vacuoles sont occupées par une substance qui réduit l'acide osmique, en se colorant en noir. Il s'agit là de graisse ou tout au moins de lipoïdes comme l'ont montré depuis longtemps les recherches de Henneguy (1892) et de F. Graf v. Spee (1896). Quand ces vacuoles sont nombreuses, comme le fait s'observe chez le lapin, elles donnent à l'endoderme vitellin une structure franchement alvéolaire.

En 1908, j'ai signalé dans le protoplasma des cellules vitellines, des *filaments* et des *lamelles* que j'ai homologués à du protoplasma fonctionnel. J'ai noté aussi la présence de *corpuscules arrondis* que j'ai regardés comme un produit de l'activité sécrétoire. Je veux préciser ici les caractères de ces deux ordres de formations.

a) Les filaments et les lamelles de l'endoderme vitellin sont des différenciations nettement *basophiles*. Elles s'observent sur les pièces simplement colorées dans l'hématéine ou dans l'hématoxyline de Bœhmer; elles se teignent en un violet foncé, bien différent de la teinte lilas pâle qu'a pris le reste du cytoplasme. Elles sont de toute netteté sur les coupes traitées par l'hématoxyline de Heidenhain, et l'éoisne, et, quand la décoloration a été poussée assez loin, elles sont la seule partie du cytoplasme qui retienne la teinture basique; elles tranchent sur le corps cellulaire, coloré en rose, par leur teinte d'un noir d'ivoire.

l'embryon, et relativement haut sur le segment distal du sac vitellin, et cela à la surface comme dans l'intervalle des vaisseaux sanguins (Tarsius, n° 710, collect. Hubrecht).

Chez Cercocebus cynomolgus (n° 271, collect. Hubrecht), l'endoderme vitellin est aplati; au niveau de la région dorsale de l'intestin, il est cubique, il est polyédrique haut, là où l'intestin se raccorde à la vésicule ombilicale.

L'étude des divers territoires de l'endoderme (plaque chordale, mésenteron, sac vitellin, plancher notochordal) a été faite par Eternod, et publiée dans divers travaux de cet auteur. Voir en particulier :

1909, A. C. F. d'Eternod. L'œuf humain, implantation et gestation, trophoderme et placenta. Mémoire publié à l'occasion du Jubilé de l'Université de Genève.

Ces formations basophiles sont *polymorphes* et généralement très *grêles*.

Ce sont des bâtonnets dont l'aspect rappelle celui d'un bacille ou d'un cristalloïde. Elles sont alors isolées ou rassemblées par petits groupes; elles se disposent parallèlement ou chevauchent les unes sur les autres, de façon à simuler un grillage.

Parfois il s'agit de filaments onduleux, réunis en petits faisceaux.

D'autres fois encore, on a sous les yeux une lamelle qui se projette suivant un cercle, semé çà et là de granules d'une extrême finesse; ou bien, on trouve une série de lamelles, disposées concentriquement (*corps en cocon*) autour d'un corpuscule arrondi qui peut porter, en son centre, un granule punctiforme, fin comme un centriole. Il arrive même parfois que deux lamelles concentriques successives sont réunies par une lamelle, obliquement tendue de l'une à l'autre.

A côté de ces formations, l'hématoxyline décèle encore des corps irréguliers, elliptiques ou en fer de lance, et des bâtonnets courts et trapus. Je me suis assuré que ces corps ne diffèrent par des formations très grêles que j'ai précédemment signalées. On les résout en filaments en les mettant exactement au point. Cette résolution pourtant ne peut pas toujours être obtenue. Je crois alors qu'il s'agit là soit de filaments mal fixés, soit de filaments en voie de régression.

J'ai beaucoup insisté, il y a quelques années, sur ce fait que les formations filamenteuses ou lamellaires du cytoplasme ne présentaient *aucune fixité de siège*.

Là ou l'endoderme vitellin est disposé sur une seule assise, on les trouve tantôt au-dessous, tantôt au-dessus, tantôt sur l'un des côtés du noyau; d'autres fois, on les observe à la fois sur les deux faces latérales du noyau ou aux deux pôles opposés de la cellule; elles peuvent dessiner une cupule embrassant toute une moitié du noyau, ou se disposer en couronne, autour de cet organe cellulaire [1].

Quelle que soit leur répartition, ces formations n'affectent *aucune direction fixe*. Je me borne à un exemple. Sur une cellule que j'ai

1. Des dispositions identiques s'observent dans l'endoderme vitellin de type stratifié.

sous les yeux, il existe à la base de la cellule un paquet de fibrilles qui s'entre-croisent sous des angles variés; immédiatement au-dessus du noyau, on observe un faisceau de fibrilles horizontales, c'est-à-dire parallèles à la surface libre de la cellule; enfin, près du pôle apical, on trouve un autre faisceau de fibrilles verticales, c'est-à-dire perpendiculaire au précédent.

Le *nombre* des formations filaires ou lamelleuses varie dans une même cellule, comme varie leur siège ou leur direction. C'est ainsi qu'on peut trouver, dans une même cellule, une série de formations filamenteuses de même type ou de type différent. C'est ainsi que j'ai trouvé jusqu'à sept corps en cocon dans un cytoplasme qui portait également deux faisceaux de fibrilles onduleuses.

Je ne saurais dire à quelle époque apparaissent les formations dont je viens de faire mention. En tout cas, elles étaient déjà très nettes sur la vésicule d'un embryon de 5 mm.

Pendant toute la durée de la période d'état, ces différenciations fonctionnelles se retrouvent sur presque toutes les cellules de l'endoderme vitellin qui sont à l'état de repos et en pleine vitalité. Elles font constamment défaut sur toutes les cellules en mitose, et sur toutes les cellules en voie de dégénérescence[1].

Elles disparaissent au moment où la vésicule perd ses diverticules et commence à régresser.

Il y a lieu de se demander maintenant si ces formations polymorphes ont chacune leur *autonomie*, ou si ce sont de *simples aspects d'une seule et même différenciation cellulaire.*

C'est à cette dernière hypothèse que je crois devoir me rallier. Trois raisons me paraissent militer en faveur.

Quelque aspect qu'elles revêtent, ces formations font constamment défaut dans les mêmes conditions; pendant la période d'état, elles manquent toujours sur les cellules en mitose et sur les cellules en voie de dégénérescence; en règle générale, on le sait, la cellule qui sécrète est incapable de se multiplier et la cellule qui se divise est incapable d'élaboration.

1. Peut-être ces filaments subissent-ils une série d'apparitions et de disparitions successives au cours de la vie d'une même cellule vitelline.

D'autre part, ces formations filamenteuses ou lamelleuses sont toutes de siège variable, et, toujours, leurs réactions histo-chimiques sont identiques.

Enfin, et le fait me paraît avoir quelque importance, des formations de type différent peuvent se continuer les unes avec les autres; c'est ainsi que les formations filamenteuses se poursuivent fréquemment avec la lamelle la plus externe des corps en cocon.

J'ai eu l'occasion de m'expliquer sur la nature de ces formations que Spee avait entrevues et signalées d'un mot en 1896. Je les ai rapprochées de cette forme de protoplasma fonctionnel connue sous le nom d'*ergastoplasma*, ergastoplasme dont elles ont l'aspect, et, sans doute aussi, la signification. Je ne reviens pas sur ce sujet que j'ai développé dans un précédent mémoire (1908).

Mais un dernier point resterait à préciser : c'est leur rapport avec le chondriome. Sont-elles différentes de ce chondriome et coexistent-elles avec lui? Ou sont-elles au contraire identiques à lui? Meves, Laguesse, Regaud et Mawas et Prenant, dans un long travail de critique et d'érudition et bien d'autres encore, ont abordé ce problème et l'ont résolu dans un sens ou dans l'autre. Pour ma part, je ne saurais me prononcer, faute d'un matériel humain[1] fixé dans les conditions requises.

Cependant, il n'est pas sans intérêt de rappeler ici les recherches entreprises récemment sur la cellule intestinale, qui présente tant de parentés étroites avec l'endoderme vitellin. Ces recherches tendent à montrer que le chondriome de la cellule intestinale est généralement localisé aux deux extrémités de la cellule; de ce fait, la cellule intestinale, à l'inverse de la cellule pancréatique ou salivaire, nous apparaît pourvue d'une double polarité. Or j'ai montré précisément, que l'ergastoplasma avait, dans l'endoderme vitellin, un siège éminemment variable, et j'ai représenté[2] sur la cellule endodermique d'une crypte, deux masses de fibrilles basophiles, disposées l'une au-dessus, l'autre au-dessous du noyau (1908). Champy[3] (1911)

1. Je reviendrai prochainement sur le chondriome qui est très net sur la vésicule ombilicale du lapin.

2. 1908. A. Branca, *loc. cit.*, planche II, fig. 8.

3. 1911. Champy, *Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion* (Thèse Médecine, Paris, 1911).

eût pu tirer parti de ce fait qu'il n'a fait qu'étendre et confirmer, s'il est vrai que l'ergastoplasma répond au chondriome des auteurs contemporains.

b) Enfin il existe dans l'endoderme vitellin des grains qui, après coloration dans l'hématoxyline ferrique, l'éosine et le vert lumière, se colorent tantôt en rose, tantôt en vert. Ces grains sont assez rares; on ne les rencontre pas dans toutes les cellules; quand ils existent, dans une cellule donnée, ils sont peu nombreux (trois ou quatre). Logés dans une vacuole dont le siège ne présente aucune fixité, ce sont des corps arrondis, de taille inégale, dont le diamètre atteint au plus le diamètre d'un nucléole. Nous les avons considérés comme des corps de nature albuminoïde.

B. — A côté des plages d'épithélium simple et alternant avec elles avec une certaine régularité, il existe, dans les vésicules arrivées à leur période d'état, des plages d'*épithélium stratifié.* Les premières s'étalent au-dessus des vaisseaux sanguins; les secondes pénètrent dans le derme, plus ou moins profondément, et séparent les unes des autres les branches du réseau sanguin de la vésicule. Au début de la période de régression, j'ai vu toute la vésicule revêtue d'un épithélium stratifié.

Partout où il se stratifie[1], l'endoderme vitellin n'a jamais la morphologie régulière de l'épiderme. Dans l'épiderme, la couche basilaire, les assises malpighiennes, le stratum granulosum et les couches cornées se succèdent avec une remarquable fixité de forme et de structure.

Dans l'endoderme vitellin, les éléments superposés sont irrégulièrement polyédriques; ils varient de taille et d'aspect d'une assise à l'autre. Sont-ils disposés sur six ou huit assises, au niveau d'un territoire de diamètre exigu? ils simulent alors un bourgeon plein.

Il importe de spécifier ici, une fois pour toutes, qu'il n'existe aucune différence de nature entre l'endoderme vitellin et les bourgeons qu'il édifie. Les bourgeons sont des plages où l'endoderme s'est épaissi autant qu'il a pu le faire. Les zones où l'endoderme

1. Et il est facile de s'assurer qu'il s'agit là d'une stratification vraie et non d'une apparence déterminée par l'obliquité des coupes.

vitellin se stratifie sur deux ou trois couches établissent une forme de transition entre l'endoderme vitellin disposé sur un seul rang et les bourgeons pleins dont nous devons maintenant nous occuper.

III. *Dérivés de l'endoderme vitellin.* — Pour étudier les bourgeons qu'édifie l'épithélium de revêtement, il est de toute nécessité d'examiner des coupes sériées; sans cette précaution, on pourrait qualifier de bourgeon plein la coupe d'un bourgeon creux, tangente à la surface de ce bourgeon; tel bourgeon creux, arrondi qu'on qualifierait de kyste à l'examen d'une seule préparation, montrera, sur des coupes en série, un étroit orifice qui le fait communiquer avec la cavité vésiculaire.

Ce qu'on peut affirmer, c'est que l'épithélium endodermique émet des *bourgeons*; de ces bourgeons les uns sont *pleins*, les autres *creux*. Certains de ces derniers débouchent dans la cavité vésiculaire dont ils représentent de simples *diverticules*; d'autres ont une lumière fermée de toutes parts : ce sont de véritables *kystes*.

Établir sur les 40 ou 50 bourgeons que porte chaque coupe d'une vésicule la proportion de bourgeons pleins, de diverticules et de kystes demanderait un travail long, minutieux, et j'ajoute sans grand intérêt. Ce travail, je ne l'ai point fait, et je me bornerai à rappeler brièvement les caractères communs, les caractères propres et l'évolution de ces trois ordres de bourgeons.

A. *Bourgeons pleins.* — Les bourgeons émanés de l'endoderme vitellin demeurent toujours en continuité avec l'épithélium qui leur donne naissance. Cette continuité n'est pas toujours apparente [1], mais sur les coupes en série, on se convainc aisément qu'elle est constante : la chercher, c'est la trouver.

Le corps du bourgeon demeure généralement unique; il pénètre dans l'intervalle de deux capillaires, et alterne souvent avec eux d'une façon tout à fait régulière; quand ce bourgeon se divise, on trouve fréquemment un capillaire dans la fourche formée par ses deux branches de bifurcation; d'autres fois, l'une de ces branches

1. Par exemple quand l'extrémité libre du bourgeon n'est pas dans le même plan que la zone en continuité avec l'endoderme superficiel.

déprime la paroi d'un vaisseau dont la section devient alors réniforme.

Quant aux extrémités du bourgeon, elles sont arrondies, effilées ou renflées en massue. Elles soulèvent parfois le mésothélium, en accusant leur présence par une saillie nodulaire. D'autres fois, elles s'enroulent en crosse autour d'un vaisseau qu'elles entourent sur trois de ses côtés. Exceptionnellement, le bourgeon, au niveau de son corps ou de ses extrémités, est troué d'un tunnel que parcourt un capillaire : un tel aspect résulte soit de la soudure secondaire des deux branches de ramification d'un bourgeon, soit de la pénétration d'un rameau vasculaire néoformé dans l'épaisseur du bourgeon épithélial.

Les bourgeons pleins ne nous arrêteront pas davantage; leurs éléments sont identiques à ceux du revêtement endodermique, dans leur morphologie comme dans leur structure.

B. *Diverticules.* — Les diverticules (glandes de Spee, cryptes de Selenka) sont des dépressions creuses du revêtement endodermique; ils s'ouvrent dans la cavité vésiculaire par un orifice tantôt rétréci, tantôt largement ouvert.

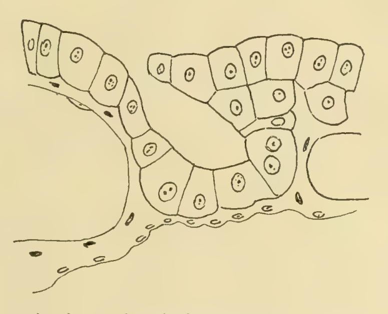


Fig. 1. — Diverticule court ouvert dans la cavité du sac vitellin.

Leur lumière est d'aspect éminemment variable. Elle peut être étroite et assez régulièrement calibrée; d'autres fois, elle est spacieuse; d'autre fois encore, elle présente une série de dilatations et de rétrécissements; on peut aussi la voir émettre des prolongements qui s'étendent dans des plans variés. Sur les coupes, la lumière du diverticule paraît alors cloisonnée, en trois ou quatre cavités superposées [1].

Les éléments qui limitent la lumière sont disposés tantôt sur un, tantôt sur plusieurs rangs. Il arrive même souvent qu'un segment

1. Pareil aspect est parfois aussi déterminé par ce fait que la lumière est oblique ou contournée par rapport à la surface interne du sac vitellin.

de la lumière est recouvert d'un épithélium simple, tandis qu'un segment voisin possède un revêtement stratifié.

D'autre part, la cellule qui borde la cavité varie d'aspect, sans qu'on puisse attribuer à ce polymorphisme une cause bien déterminée. L'épithélium n'est pas forcément aplati quand la lumière est large et forcément polyédrique quand la lumière est étroite; on trouve côte à côte, dans l'assise superficielle des diverticules,

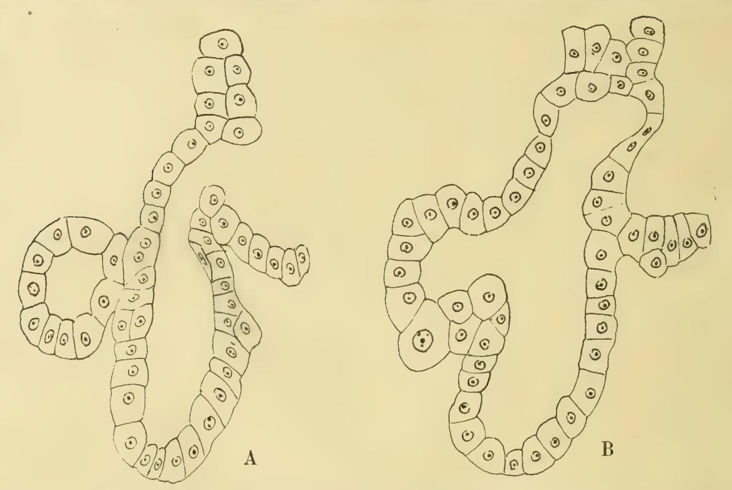


Fig. 2. — Deux coupes en série d'un diverticule creux; sur la seconde de ces coupes, qui passe à 1/30 de mm. de la première, on croyait avoir affaire à un kyste.

des cellules hautes et des cellules basses, comme Tourneux l'a bien vu et figuré.

Les cellules hautes ont l'aspect de l'endoderme vitellin. Leur pôle libre, entouré par des bandelettes de fermeture, ne présente aucune différenciation particulière[1]; leur corps cellulaire est bourré de filaments basophiles; il porte des enclaves arrondies et des vacuoles; les phénomènes de dégénérescence ou de division qu'on y relève sont identiques à ceux qu'on observe dans toute l'étendue de l'endoderme ombilical : nous y reviendrons dans un instant. Notons toutefois qu'on voit parfois la lumière s'enfoncer légèrement entre les plans-côtés des cellules de revêtement. Comme cet aspect ne s'observe pas partout, on est en droit de se

1. Norberg (1912) y dessine cependant une pseudo-bordure en brosse (Pseudostäbchensaüm).

demander s'il répond à des ébauches de canalicules intercellulaires ou s'il n'est pas plutôt, comme je le crois, l'indice d'un « artefact ».

Les cellules basses sont, d'ordinaire, fortement colorées et ne présentent alors aucun détail de structure qui mérite d'être relevé.

C. *Kystes.* — Il existe enfin des kystes véritables, dont la lumière généralement arrondie ou ovoïde, émet parfois, en divers sens, des prolongements irréguliers : sa forme défie alors toute description. Volumineux, le kyste peut occuper toute l'épaisseur de la vésicule; plus volumineux encore il peut déterminer la formation d'une saillie sur la surface externe, sur la surface interne ou sur les deux faces de la vésicule.

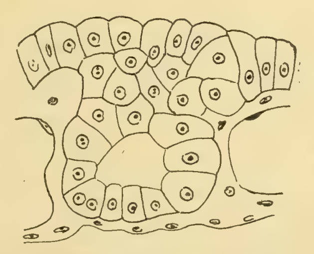


Fig. 3. — Petit kyste endodermique.

Son revêtement, simple ou stratifié, aplati ou polyédrique, rappelle entièrement l'épithélium des diverticules. J'ajoute qu'il est fréquent d'observer des kystes dont le revêtement est polymorphe; à l'un des pôles du kyste l'épithélium est lamelleux et épais seulement de 2 μ; il s'élève progressivement et, par des transitions insensibles, il arrive à former au pôle opposé de la vésicule un revêtement de 30 à 35 μ. Ce fait est intéressant, parce qu'il échappe à toute interprétation. Si la pression, développée par le liquide kystique, était le seul facteur capable de déterminer la forme cellulaire, tous les cellules qui bordent le kyste devraient se transformer en minces lamelles : il n'en est rien. L'hypothèse simpliste, formulée par Jordan, n'explique rien : elle est contredite par les faits.

Je n'insisterai point sur la structure du revêtement kystique : il est identique au revêtement des diverticules, et j'en arrive à examiner un dernier point : quels sont les rapports qu'affectent entre eux les bourgeons pleins, les diverticules et les kystes?

Les diverticules résultent de la prolifération de l'endoderme vitellin et leur mode de formation est vraisemblablement identique à celui des glandes édifiées par l'épithélium intestinal.

Les kystes pourraient reconnaître deux modes d'origine. Les uns résultent de l'oblitération de l'orifice diverticulaire. En faveur de cette conception, milite un fait d'observation : le revêtement des grands kystes est identique au revêtement des diverticules.

D'autres kystes seraient fonction de dégénérescences cellulaires. Grösser a soutenu cette opinion. Si elle est exacte, elle peut tout au plus expliquer la genèse de kystes très petits, car les cellules en dégénérescence sont toujours clairsemées dans l'endoderme ombilical.

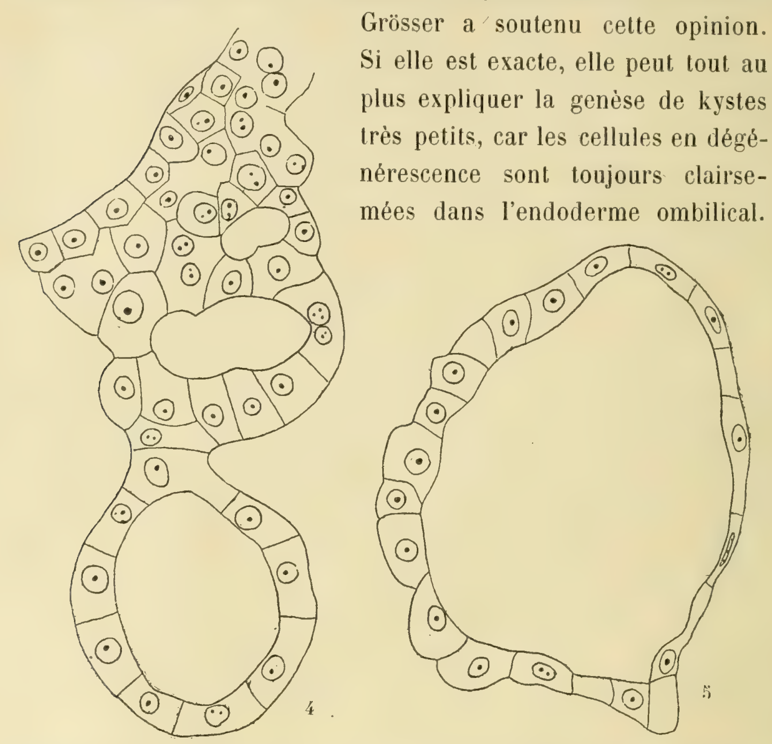


Fig. 4 et 5. — Kystes endodermiques. — En 4, l'endoderme forme 3 petits kystes superposés revêtus de cellules polyédriques; — En 5, gros kyste à épithélium polymorphe.

On trouve bien, sans doute, des foyers massifs de dégénérescence cellulaire, dans la paroi du sac vitellin. Mais ces foyers s'observent beaucoup plus tard, pendant la période de régression, et ils aboutissent non point à la formation de kystes, mais à la disparition des bourgeons épithéliaux, issus de l'endoderme vitellin. Nous reviendrons sur ce point au cours de ce travail.

Quant aux bourgeons pleins, leur mode de genèse est peut-être multiple. Certains d'entre eux résultent d'une prolifération de l'endoderme ombilical, limitée à un territoire exigü; ils sont com-

parables aux bourgeons qu'émet la face profonde de l'épiderme; sur trois de leurs côtés, ils entrent en rapport avec du tissu conjonctif et des vaisseaux [1], de la même façon que les bourgeons malpighiens avec le derme cutané.

Mais peut-être les bourgeons pleins, qu'on trouve en abondance sur les vésicules en voie de régression, reconnaissent-ils une toute autre origine; certains d'entre eux me paraissent résulter de la disparition de la cavité diverticulaire, et de même que l'oblitération de l'orifice d'un diverticule détermine la formation d'un kyste, de même l'oblitération totale de la lumière provoque la transformation d'un diverticule creux en un bourgeon plein.

Quoi qu'il en soit, il importe de remarquer ici que bourgeons, diverticules et kystes font défaut au début du développement de la vésicule; ils sont nombreux, durant la période d'état, et quand la vésicule entre en régression, ils disparaissent; ce sont d'ordinaire les bourgeons pleins qui disparaissent en dernier lieu. L'épithélium vésiculaire forme désormais une bande épithéliale stratifiée, sensiblement d'égale épaisseur sur toute son étendue. Cette bande va se réduire progressivement et pourra finalement disparaître en totalité.

Il nous reste à examiner trois particularités de l'endoderme vésiculaire. Je veux parler des cellules géantes, des divisions cellulaires et des lésions dégénératives.

1. *Cellules géantes.* — Il existe çà et là, dans l'endoderme vitellin, des éléments qui, de par leur taille, peuvent être qualifiées de géantes : ils atteignent jusqu'à 70 μ. De ces éléments, les uns ont la valeur d'une cellule : ils n'ont qu'un noyau; les autres possèdent une série de noyaux : ils ont la signification de complexes pluricellulaires.

Ces éléments, que Spee signale le premier, sont de structure identique à celle de l'endoderme vitellin; je les ai observés surtout à la période d'état, mais je ne crois pas qu'ils concourent à la

1. C'est presque exclusivement par leurs flancs que les bourgeons pleins entrent en rapport avec les vaisseaux sanguins.

genèse du sang : sur les vésicules arrivées au second stade de développement, le seul où l'on observe des cellules géantes, il n'existe plus, en effet, d'îlots de Wolff; les vaisseaux sont depuis longtemps formés et depuis longtemps parcourus par des cellules sanguines.

2. *Mitoses.* — Les divisions mitotiques sont propres aux deux premiers stades de l'évolution. Elles étaient particulièrement abondantes dans la vésicule qui nous fut donnée par Lecène. Elles s'observaient dans l'épithélium superficiel aussi bien que dans les bourgeons de divers types, émanés de cet épithélium. Les cellules en voie de karyokinèse sont constamment dépourvues d'enclaves et de filaments basophiles; voilà un fait à ajouter à ceux qui montrent que le travail glandulaire ne saurait coexister dans une cellule avec les modifications structurales qu'entraîne le processus de la division.

J'ajoute, en passant, que les phénomènes mitotiques ne restent pas localisés à l'endoderme vitellin; ils existent concurremment dans le tissu conjonctif, dans l'endothélium vasculaire[1], et dans le mésothélium. Cette constatation montre assez que tous les éléments de la vésicule concourent à l'accroissement dont la vésicule est encore le siège, pendant sa période d'état.

3. *Lésions de dégénérescence.* — Les phénomènes dégénératifs qu'on constate dans l'endoderme vitellin se produisent surtout pendant la période d'état et pendant le stade de régression.

Pendant la période d'état, ces phénomènes sont très discrets; on les observe de loin en loin, sur des éléments épars au milieu de cellules en pleine vitalité : ce sont des dégénérescences *erratiques*.

Pendant le stade de régression, tout au contraire, ces phénomènes sont *massifs*; ils atteignent tous les éléments endodermiques. Ils se localisent d'abord sur les bourgeons émanés de l'endoderme ombilical, et l'on trouverait difficilement une cellule normale, au sein de ces foyers dégénératifs. Ils atteignent, en dernier lieu, la surface épithéliale qui revêt la vésicule et finit par disparaître totalement.

1. Et aussi dans les globules sanguins, rouges et blancs.

Les dégénérescences erratiques s'observent sur la surface interne de la vésicule, aussi bien qu'au niveau des bourgeons endodermiques. Elles se reconnaissent aisément. Le noyau est semé de boules chromatiques, ou bien il constitue une masse homogène qui retient vivement, mais sans la moindre élection, les colorants basiques. Le cytoplasme est dépourvu d'enclaves et de filaments; il est homogène, opaque, très colorable, et souvent déformé par la compression des cellules qui l'environnent de toutes parts; d'autres fois, il est réduit à un corps irrégulier, disposé autour du noyau, et ce corps est semé de granulations de taille inégale, colorées par la laque ferrique.

L'avenir des cellules dégénérées paraît varier avec leur siège.

Les cellules superficielles restent quelque temps implantées au milieu des cellules qui les entourent; comprimées et chassées peu à peu par elles, elles font à la surface interne de la vésicule une saillie de plus en plus considérable; elles finissent par tomber dans la cavité du sac vitellin. Il y a là un processus identique à celui que nous avons décrit, autrefois, au niveau de l'épididyme[1]. Un tel processus s'observe à la surface de la vésicule, et, plus rarement, dans les diverticules qui prolongent cette cavité dans l'épaisseur de la paroi; on peut le caractériser d'un mot : c'est une desquamation[2].

Tout au contraire, les cellules qui dégénèrent au cœur des bourgeons paraissent se résorber sur place, et peut-être sont-elles l'origine de certains des kystes de la vésicule, comme l'admet Grösser.

La régression des diverticules endodermiques est un phénomène que je n'ai observé qu'une seule fois, bien que j'aie examiné un certain nombre de vésicules au dernier stade de leur évolution, et je ne serais pas étonné que ce processus s'effectue assez rapidement. Sur la vésicule où j'ai fait cette constatation, les bourgeons endodermiques offrent trois aspects différents qui méritent d'être précisés.

En connexion avec un endoderme superficiel bien conservé, on

1. 1904. G. Félizet et A. Branca. Recherches sur le testicule en ectopie (*Journal de l'anatomie et de la physiologie*, tome 38, p. 423).

2. Cette desquamation peut s'observer d'ailleurs sur des éléments qui ne sont pas dégénérés.

trouve, çà et là, des amas d'éléments arrondis, dont le corps cellulaire, dépourvu de filaments basophiles et d'enclaves, est remarquablement clair. Le noyau se présente tantôt comme un noyau dont le suc nucléaire, coloré, laisse voir encore les nucléoles plus vivement teints que lui, et tantôt comme au noyau pycnotique; quel que soit son aspect, ce noyau est reporté excentriquement contre la membrane cellulaire. Les nodules cellulaires constitués par des éléments ainsi modifiés, rappellent assez bien un lobule adipeux, dont la graisse a été dissoute par les réactifs.

Les nodules endodermiques se présentent sous un second aspect, très voisin du précédent. Les cellules qui constituent le bourgeon ont diminué de volume, tout en gardant leur aspect clair; les noyaux se sont aussi atrophiés. La chromatine est accumulée, tantôt à l'un des pôles, tantôt aux deux pôles du noyau; d'autres fois, elle paraît répartie à la face interne de la membrane nucléaire.

Enfin, on peut trouver des amas serrés de noyaux qui présentent les altérations précédemment indiquées, et semblent disséminés au milieu du tissu conjonctif de la vésicule.

Les trois aspects des bourgeons endodermiques que je viens d'indiquer sont, sans doute, des stades d'un même processus; on peut les sérier aisément et comprendre, comme il suit, le mode de régression des bourgeons pleins.

L'endoderme perd ses enclaves et son protoplasma fonctionnel; il change d'aspect; la cellule s'arrondit; le protoplasma se liquéfie; le corps cellulaire se creuse d'une énorme vacuole; le noyau se trouve rejeté, contre la membrane cellulaire. Puis, la cellule diminue de taille; son noyau est le siège de profondes lésions dégénératives. Enfin, la membrane cellulaire se résorbe, et le nodule endodermique se trouve réduit à des noyaux dégénérés; ces noyaux, tassés les uns contre les autres, paraissent noyés dans le tissu de soutien de la vésicule; ils sont appelés à disparaître à leur tour, mais je ne puis fournir aucun détail sur leur mode de résorption.

Étant donné qu'au début de la période de régression, les seuls bourgeons qu'on observe sont des bourgeons pleins, et que ces bourgeons semblent de nombre sensiblement égal aux bourgeons

pleins et creux que portait la vésicule, durant la période d'état, il est vraisemblable qu'une partie de ces bourgeons pleins représente des diverticules dont la lumière s'est effacée.

Quant au mode de dégénérescence de la bande épithéliale qui, après la régression des bourgeons, limite quelque temps encore la cavité vésiculaire, je ne l'ai pas observé, car les vésicules que j'ai recueillies ne présentaient pas de stade intermédiaire entre le stade où le revêtement épithélial est encore en pleine vitalité et le stade où ce revêtement fait défaut.

III. *Tissu conjonctif.* — Le tissu conjonctif de la vésicule varie d'aspect et d'étendue avec les stades du développement.

Tout d'abord, il forme au-dessous de l'endoderme vitellin une bande de soutien, large et continue. Cette bande est constituée par du tissu conjonctif réticulé à mailles vides, c'est-à-dire par des cellules conjonctives, très espacées les unes des autres, et qui sont anastomosées par un réseau délicat, à très larges mailles. Les noyaux de ces cellules sont notablement plus petits que ceux de l'endoderme vitellin. Par endroits, ce tissu conjonctif s'épaissit pour former des bourgeons qui font saillie à la surface de la vésicule. Dans ces bourgeons, cheminent parfois des capillaires, et les éléments conjonctifs s'ordonnent alors radiairement autour des vaisseaux sanguins.

Pendant la période d'état, le tissu conjonctif s'accroît, comme en témoignent les mitoses nombreuses dont il est le siège. En s'accroissant, il perd sa disposition initiale; le développement des vaisseaux et l'apparition des bourgeons endodermiques le fragmentent en quelque sorte, et il existe des territoires vésiculaires où diverticules et kystes entrent au contact du mésothélium : en de telles régions le mésoderme fait défaut[1].

De ce fait que le mésoderme se trouve, ici et là repoussé par les vaisseaux et les bourgeons de l'endoderme vitellin, il perd, en nombre de points, son aspect originel; il s'oriente parallèlement à

1. Il peut en être de même chez Tarsius. Ainsi sur l'embryon n° 170 de la collection Hubrecht, la vésicule est formée, çà et là, de deux assises épithéliales accolées, séparées, seulement, par des vaisseaux sanguins).

la surface vésiculaire ou s'ordonne autour des vaisseaux sanguins; ses noyaux sont nombreux, souvent très rapprochés les uns des autres; les corps cellulaires sont à peine distincts; les mailles du tissu réticulé deviennent très étroites.

Enfin, à la période de régression, des fibres conjonctives se développent. Leur apparition est connexe d'une raréfaction considérable des cellules conjonctives. Sur une pièce, j'ai vu ces faisceaux conjonctifs apparaître au voisinage de l'endoderme vitellin, réduit à une nappe assez régulière. Sur les vésicules plus âgées, d'où l'endoderme a disparu, il existe une nappe de tissu fibreux qui forme une véritable capsule, à la périphérie de la vésicule. De cette nappe, très pauvre en noyaux, s'irradient des tractus irréguliers, anastomosés par places; les mailles irrégulières circonscrites de la sorte sont remplies de granulations calcaires. Les tractus fibreux vont se fusionner dans un noyau fibreux, développé au centre de la vésicule transformée en un corpuscule plein. Ce noyau fibreux peut, d'ailleurs, faire complètement défaut.

IV. *Vaisseaux.* — Le réseau nourricier de la vésicule est d'apparition très précoce; probablement connexe du développement des premières cellules sanguines, il est compris dans l'épaisseur du tissu conjonctif, et parfois il détermine, çà et là, l'apparition de saillies linéaires, soit sur la face interne, soit sur la face externe, soit sur les deux faces de la vésicule. La première disposition est rare, la seconde assez fréquente, et la dernière absolument exceptionnelle. Le réseau vasculaire est généralement étalé sur un seul plan; on trouve cependant, de loin en loin, des territoires où les vaisseaux se superposent sur deux plans. Ces vaisseaux, bien qu'ils aient tous la structure de capillaires, sont de calibre très différent (7 μ à 85 μ).

Au début, les capillaires sont rares, petits, largement espacés les uns des autres.

A la période d'état, ils sont nombreux, volumineux, et ne cessent de s'accroître, comme le montrent les mitoses nombreuses qu'on observe au niveau de l'endothélium. Ils sont presque constamment

sous-jacents à des plages où l'endoderme vitellin est disposé sur une seule assise. Quand les capillaires sont disposés sur deux plans, ils déterminent parfois la formation d'une saillie à la surface de la vésicule, et ils la déterminent toujours lorsqu'ils sont tous deux de calibre considérable.

Pendant la période de régression les vaisseaux diminuent de taille et de nombre. Mais à la suite de quel processus finissent-ils par disparaître? c'est là un point que je ne saurais actuellement préciser.

Les vaisseaux vésiculaires n'effectuent pas toujours la totalité de leur trajet dans l'épaisseur de la vésicule. Il m'est arrivé plusieurs fois de voir un gros vaisseau, flanqué de capillaires, courir à quelque distance de la vésicule, et parallèlement à son grand axe; il occupait un véritable méso, formé d'une gaine conjonctive et d'un revêtement mésothélial, jusqu'au moment où il allait s'unir au réseau capillaire de la vésicule[1].

V. *Le sang.* — J'ai examiné avec quelque attention le sang de la vésicule ombilicale d'un embryon d'environ 9 mm. Je dis environ, car l'embryon m'est parvenu, dépourvu de son extrémité céphalique, et c'est par l'état de différenciation de ses organes que je juge de sa longueur. Ses tissus, étaient d'ailleurs, en excellent état de conservation histologique et j'ai fait sur les globules sanguins quelques remarques que je crois de quelque intérêt, à l'heure où les classiques admettent encore la différenciation tardive des globules blancs.

Sur 1 500 globules sanguins, j'ai compté 1 456 hématies quiescentes, 14 globules rouges en mitose et 30 globules blancs.

Les hématies étaient presque toutes nucléées; quelques-unes

1. Chez Tarsius, les vaisseaux sont d'abord grêles et rares (Tarsius, n° 675 de la collection Hubrecht). Plus tard, les vaisseaux augmentent de nombre et de calibre. Sur l'embryon 740 de la collection Hubrecht, la vésicule étalée à plat se montre parcourue par des vaisseaux gros et flexueux qu'unissent des anastomoses courtes et grêles.

Sur deux pièces de Primates coupées par Selenka, j'ai vu les vaisseaux commencer à se développer au pôle distal de la vésicule (collection de l'Institut d'Embryologie de l'Université d'Utrecht).

J'ajoute que chez Tarsius, comme chez l'homme, les vaisseaux de la vésicule peuvent ramper à la surface de la vésicule et peuvent parfois lui être rattachés par un méso.

étaient pourvues de deux noyaux ; l'une même comptait trois noyaux [1].

Les hématies en mitose se présentaient aux diverses étapes de la division ; une fois même, j'ai noté une mitose pluripolaire.

Les globules blancs se rapportaient à plusieurs types : c'étaient surtout des lymphocytes ; on comptait aussi quelques monucléaires ; j'ai même observé des leucocytes à noyau polymorphe, et même des leucocytes à noyaux multiples. Mais je ne saurais dire si ces derniers éléments appartenaient au groupe des leucocytes granuleux.

Les deux faits que je veux me borner à mettre en relief ici, c'est l'apparition précoce des leucocytes ; et c'est aussi le nombre considérable de leucocytes que contiennent les vaisseaux de la vésicule ombilicale. Ce nombre est notablement supérieur à celui que j'ai observé sur un embryon de 15 mm. La raison de ce fait m'échappe complètement.

VI. *Mésothélium.* — Le mésothélium varie d'aspect au cours de l'évolution de la vésicule.

Sur la vésicule la plus jeune que j'ai examinée, c'était un épithélium simple, cubique, et, par endroits, notablement plus volumineux que l'endoderme vitellin.

Pendant la période d'état, le mésothélium est polymorphe [2]. Sur la même vésicule, il se montre suivant les points considérés tantôt aplati avec un noyau discoïde, tantôt cubique, tantôt polyédrique haut. Quelque forme qu'il revête, le corps cellulaire demeure toujours dépourvu d'enclaves et de filaments basophiles ; le pôle apical de la cellule, revêtu d'une bordure en brosse, est encadré par des bandelettes de fermeture. Le noyau est parfois le siège de phénomènes mitotiques et la cellule atteint alors 16×19 μ.

Enfin, à la période de régression, l'épithélium s'aplatit ; il a disparu, au terme de la grossesse, sur les vésicules qui ont subi la calcification [3].

1. Et j'ai tout lieu de croire qu'il ne s'agissait pas là, de trois fragments d'un même noyau, en raison de la taille de ces organes cellulaires.

2. On trouve parfois de très hautes cellules, qui, au lieu d'être accolées, sont espacées les unes des autres. Il s'agit là sans doute d'un artefact.

3. Chez Tarsius, on retrouve les divers aspects du mésothélium que nous avons relevés dans l'espèce humaine.

Chez lui, comme chez l'homme, nous attribuons à un artefact l'aspect caractérisé

VII. *Canal vitellin.* — Le canal vitellin passe par deux étapes.

Dans un premier temps, il communique largement avec l'intestin; dans le second, il perd ses connexions originelles, du fait de son oblitération, et il disparaît plus ou moins complètement.

Je n'ai pas observé le premier stade qui répond à la période initiale du développement; sur le second qui coïncide avec la période d'état de la vésicule, je puis fournir quelques renseignements. Pour plus de simplicité, je décrirai brièvement un des cas observés par moi et je suivrai le canal vitellin de sa terminaison à son origine sur l'intestin.

Le canal vitellin se continue si progressivement avec la vésicule qu'il est nécessaire de fixer à ces deux organes une limite artificielle : cette limite nous sera fournie par les diverticules; l'absence de diverticules caractérise donc le canal vitellin.

La lumière du canal est d'abord aplatie et plus ou moins festonnée; à mesure qu'on se rapproche de l'embryon, elle devient virtuelle, et disparaît finalement.

La bordure qui limite le canal est formée d'un épithélium prismatique simple interrompu, çà et là, par des zones d'épithélium stratifié; plus loin, ces zones stratifiées disparaissent et, au moment où le canal cesse de posséder une lumière, l'épithélium se poursuit quelque temps encore, sous l'aspect d'une tige épithéliale massive.

Une gaine conjonctive, relativement très développée, entoure les formations endodermiques; elle est semée de vaisseaux remarquables par leur nombre restreint et leur calibre volumineux. Au voisinage de l'embryon, il existe seulement deux gros vaisseaux qui, tous deux, ont la structure de capillaires.

Un mésothélium aplati s'étale, à la façon d'un vernis, sur toute la surface du pédicule.

par de hautes cellules polyédriques, écartées les unes des autres (Tarsius, n° 728, collection Hubrecht).

Chez Tarsius jeune, le mésothélium est plus volumineux que l'endoderme vitellin, qui est plus ou moins aplati (Tarsius 783, collect. Hubrecht). Frassi et moi, avons fait sur l'homme la même constatation.

Enfin le polymorphisme du mésothélium n'est pas rare chez Tarsius; sur l'embryon 710 de la collection Hubrecht, le mésothélium augmente de hauteur du pôle embryonnaire (ou proximal) au pôle distal de la vésicule; l'endoderme fait de même, mais sa hauteur s'accroît moins rapidement que celle du mésothélium.

On constate également le polymorphisme du mésothélium sur les embryons de Primates de Selenka.

CHAPITRE II

Histoire et Critique.

J'ai rendu compte dans un précédent mémoire[1] d'une série de travaux concernant la vésicule ombilicale (Robin[2], Kölliker[3], Janosik[4], Tourneux[5], Hubrecht[6], Henneguy[7], Saxer[8], Spee[9], Peters[10], Paladino[11], Selenka[12], Minot[13], Meyer[14], Eternod[15], Jordan[16]). Je reviendrai brièvement sur certaines de ces publications; je m'arrêterai longuement, en revanche, sur le récent travail de Jordan[17]. Ce n'est pas qu'il soit meilleur ou pire qu'un autre, mais ce mémoire est le seul paru depuis ma dernière publication. Telle est l'unique raison de

1. 1908. A. Branca, Recherches sur la vésicule ombilicale de l'homme, *Annales de gynécologie et d'obstétrique*, n° 10.
2. 1861. Ch. Robin, Mémoire sur la structure interne de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde chez l'embryon humain, *Journ. de Physiol.*, p. 306.
3. 1882. A. Kœlliker, *Embryologie ou traité complet du développement de l'homme et des animaux supérieurs*, trad. franc., p. 338.
4. 1887. J. Janosik, Zwei junge menschlichen Embryonen, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXX, S. 574.
5. 1889. F. Tourneux, Note sur l'épithélium de la vésicule ombilicale chez l'embryon humain, *C. R. Soc. de Biologie*, Paris, t. XLI, p. 197.
6. 1890. F. Keibel, Ein sehr junges menschliches Ei, *Arch. f. Anat. u. Entwickelungs* (Anat. Abtheil), S. 250.
7. 1889-1890. A. A. W. Hubrecht, Studies in mammalian embryology I. The placentation of Erinaceus Europeus with remarks on the phylogeny of the placenta, *Quarterly journ. of microsc. Science*, t. XXIII, p. 283-404.
8. 1892. F. Henneguy, Sur la constitution de l'endoderme des Mammifères, *C. Rend. Soc. Biol.*, Paris, t. XLIV, p. 277.
9. 1896. Fr. Saxer, Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen, *Anatomische Hefte*, Bd VI, S. 349.
10. 1896. F. Graf Spee, Zur Demonstration über die Entwickelung der Drüsen des menschlichen Dottersacks, *Anatomischer Anzeiger*, t. XII, p. 76.
11. 1899. H. Peters, *Ueber die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium.*
12. G. Paladino, Contribuzioni alle conoscenze sulla struttura e funzione della vesicola ombelicale nell'uomo e nei mammiferi, *Arte medica*, t. III, p. 102 et 161; et *Archivio italiano di ginecologia*, t. VIII, p. 127.
13. 1903. I. Minot, *A laboratory text-book of embryology*, p. 85.
14. 1904. Arthur W. Meyer, On the structure of the humain umbilical vesicle, *The American journal of anatomy*, t. III, p. 155.
15. 1906. C. F. Eternod, Un lécitophore dans l'embryon humain, *Bibliographie anatomique*, t. V, p. 247.
16. 1907. H. E. Jordan, The histology of the Yolk Sak of a 9 mm. 2 human embryo, *Anat. Anzeiger*, t. XXXVI, p. 291.
17. 1910. H. E. Jordan, A microscopic study of the umbilical vesicle of a 13 mm. human embryo, with special reference to the entodermal tubules and the blood-islands, *Anat. Anzeiger*, t. XXVII, p. 12 et 56.

l'attention que je lui accorde et qu'on aurait mauvaise grâce à me reprocher[1].

I. L'ENDODERME VITELLIN. — Jordan nous a publié un dessin demi-schématique (fig. 6) qui synthétise les idées qu'il se fait de l'endoderme vitellin dans sa forme la plus simple, c'est-à-dire quand cet endoderme est réduit à une seule assise cellulaire.

A) La cellule cylindrique ou polyédrique est individualisée par un noyau central, généralement unique. Les deux pôles de la cellule dessinent un feston; le pôle d'insertion s'enfonce dans le tissu conjonctif; le pôle apical limite la cavité vésiculaire; l'auteur l'a vu constamment dépourvu de bandelette de fermeture ou d'appareil cilié. Le cytoplasme est de structure homogène, finement granuleux ou grossièrement réticulaire. Il peut contenir de « nombreuses et grosses vacuoles » et des enclaves.

Dans le dessin auquel je faisais tout à l'heure allusion, on voit que le pôle d'insertion de la cellule est occupé par une flaque que l'auteur a considérée, tout d'abord, comme une masse muqueuse (mucinous-masse) mais dont la nature lui paraît aujourd'hui douteuse. Autour des flancs et de l'extrémité profonde du noyau se localisent des vacuoles qui, sur le vivant, sont peut-être remplies de produits élaborés par le cytoplasme (mucus, glycogène) ou tout simplement de détritus cellulaires. Au voisinage du pôle apical de l'endoderme vitellin s'accumulent des inclusions « granular and bacillary ».

Je dois rectifier ici toutes ces affirmations.

Je n'ai jamais vu l'éndoderme vitellin affecter la forme cylindrique que Norberg prête également, à tort, à l'endoderme vitellin.

Le noyau qu'on y observe, loin d'être situé toujours au centre du cytoplasme, occupe dans la cellule un siège éminemment variable.

Les pôles basaux des cellules dessinent dans leur ensemble une ligne courbe, assez régulière et ne figurent jamais une surface dentelée.

Les pôles apicaux sont pourvus constamment de bandelettes obturantes et parfois de formations ciliées. Si ces particularités ont échappé à Jordan, la faute en est à la technique qu'il a mise en œuvre. La fixation dans le formol, la coloration en masse dans le carmin, la surcoloration dans la safranine ne constituent pas, que je sache, des techniques cytologiques de choix!

Jordan ne paraît pas non plus très bien renseigné sur la structure du cytoplasme; il affirme ici qu'il a la structure réticulée, là qu'il est

1. Ce chapitre était écrit quand j'ai eu connaissance du récent travail de Norberg. J'analyserai ce travail en examinant l'évolution de la vésicule; je dirai seulement à la fin de ce chapitre d'histoire et de critique, comment cet auteur comprend la formation des globules rouges dans la vésicule.

homogène ou finement granuleux. Conclue qui voudra, mais conclure me semble singulièrement hasardeux et prématuré, tant qu'on ne possède pas un matériel rigoureusement fixé.

Ai-je aussi besoin de faire remarquer combien il est exceptionnel de voir le mucus, produit de sécrétion externe, se développer au pôle profond d'un élément cellulaire. Je ne connais de ce fait qu'une observation probante. Elle est due au professeur Prenant[1]. Et je ne crois pas inutile d'ajouter que pareille localisation du mucus a été constatée, non point dans une cellule quelconque, mais bien dans une cellule muqueuse.

J'ajouterai qu'après l'examen de plus de vingt vésicules, je n'ai jamais retrouvé les « mucinous-masses » de l'auteur américain.

Les vacuoles, ou tout au moins quelques-unes d'entre elles, contiennent des gouttelettes de graisse. Spee l'a constaté depuis longtemps (1896) à l'aide de l'acide osmique. Je puis confirmer le fait pour la vésicule ombilicale de la chauve-souris, où la graisse, d'ailleurs, se trouve également, en abondance, dans l'intérieur du noyau.

Quant aux grains localisés au pôle apical de l'endoderme vitellin. Jordan ne fournit sur eux aucun renseignement.

J'ai longuement insisté sur les formations filamenteuses ou lamellaires que présentent les éléments de l'épithélium ombilical. J'ai dit que ces formations basophiles sont polymorphes ; ce sont des bâtonnets isolés ou groupés, des filaments onduleux, des lamelles parfois concentriques. Ces formations peuvent simuler des corps irréguliers, elliptiques, en fer de lance, des bâtonnets courts et trapus, et cela quand elles ne sont pas mises exactement au point, et peut-être aussi quand elles sont mal fixées, ou quand elles sont en voie d'évolution ou de régressien.

Jordan n'a pas retrouvé les formations basophiles dont j'ai fait mention. La chose me surprend car sur une pièce colorée au carmin que je dois au Professeur Tourneux, ces formations basophiles sont très aisément reconnaissables.

A plusieurs reprises pourtant, l'auteur revient sur les formations que j'ai décrites ; il les homologue, bien à tort, à ses « mucinous masses ».

A l'entendre, je les aurais localisées au pôle basal de l'endoderme vitellin qui, de ce fait, acquiert une polarité bien nette comme la cellule pancréatique. Par malheur, j'ai exprimé des idées toutes contraires à celles que me prête Jordan. J'ai longuement insisté sur le siège éminemment variable de ces formations basophiles, et nous verrons que cette constatation a son importance. En revanche, je n'ai jamais parlé de la polarité structurale de l'endoderme vitellin pour la bonne raison que cette polarité n'existe point et ne saurait exister.

1. 1903. A. Prenant. Notes cytologiques (*Arch. d'anat. microsc.*, t. VII, Pl. XVI, fig. 2. Cellule muqueuse de l'œsophage du triton).

J'ajouterai qu'à l'inverse de Jordan, je considère les formations basophiles comme un protoplasma élaborateur et non comme le premier stade du produit élaboré (prozymogène).

J'ai décrit, d'autre part, dans l'endoderme vitellin des grains arrondis, gros comme un nucléole, et ces grains acidophiles disséminés en petit nombre dans le cytoplasme, se colorent les uns en rouge, les autres en vert, après l'usage de l'hématoxyline ferrique, suivie d'éosine et de vert lumière.

Sous la plume de Jordan, mes grains ronds sont devenus anguleux ou irréguliers, mes grains gros comme un nucléole sont devenus de taille souvent considérable. Et je mets au défi l'auteur américain de trouver dans mon mémoire le passage où je décris les grains comme il me les fait décrire.

C'est à croire, vraiment, que Jordan a lu mon travail à la légère, car je ne veux pas lui faire l'injure de dire qu'il dénature mes conclusions, pour les besoins de sa cause.

B) On a cru longtemps que l'endoderme vitellin était constitué par un épithélium simple : c'est sous cet aspect que le représentent Keibel, Hubrecht, Spee, Peters, Selenka, Jordan, etc.). Cependant Robin le dit formé de 2 à 3 assises cellulaires. Tourneux, Eternod, Branca (1908), Norberg (1912) l'ont vu prendre le type simple ou stratifié[1] selon les points considérés. Jordan lui-même ne croit plus, comme en 1907, que seule l'obliquité des coupes en impose pour un épithélium stratifié. Il se rattache à la manière de voir que nous avons contribué à défendre.

Ces divergences d'ailleurs sont plus apparentes que réelles. Au début du développement l'épithélium est simple; plus tard, il se stratifie par places; dans les vésicules âgées, l'endoderme vitellin est d'abord stratifié sur toute son étendue; mais avant de disparaître, comme c'est la règle, il se dispose sur une seule couche.

Je rappelle ici qu'on observe dans la vésicule des cellules géantes uni- ou multinucléées. Spee les a découvertes. Je les ai notées à plusieurs reprises tandis que Jordan n'a pu confirmer leur existence, sur les deux vésicules qu'il a examinées. Ces cellules ne me paraissent d'ailleurs prendre aucune part à la formation des cellules sanguines.

II. Les dérivés de l'endoderme vitellin. — A) *Bourgeons pleins.* — Je ne m'arrêterai pas longuement sur les bourgeons pleins. Leur structure n'a rien de particulièrement intéressant. Elle est celle du revêtement endodermique dont ces bourgeons ne sont que de simples prolongements.

B) *Diverticules creux.* — Les diverticules creux furent décrits, pour la

1. Certains bourgeons pleins de l'endoderme vitellin ne sont, en quelque sorte, que l'exagération de cette stratification.

première fois, par F. Tourneux, en 1889, sur la vésicule d'un embryon de 8 millimètres.

Ils furent regardés comme des glandes par Spee (1896), et retrouvés par Selenka chez le Gibbon (1899).

Lewis en a donné une figure dans le « Reference Handbook of medical Science », figure qui se rapporte à un embryon de 9 mm. 4.

A. W. Meyer (1904) retrouve les diverticules sur une partie des 18 vésicules qu'il a étudiées, mais il ne s'occupe point de leur structure histologique.

Jordan[1] décrit ces tubules comme sphériques ou lagéniformes; il les trouve moins nombreux chez l'embryon de 13 millimètres que chez l'embryon de 9 millimètres; de cette unique constatation, l'auteur conclut hardiment que chez l'embryon de 13 millimètres les « tubules commencent à disparaître ».

Je m'explique mal cette conclusion. La vésicule présente, en effet, « des variations individuelles considérables », et cela, chez des sujets de même âge. L'auteur oublie-t-il donc qu'à la suite de Meyer, il a lui-même insisté longuement sur ce fait? Comment alors concilier les deux opinions contradictoires qu'il exprime dans son mémoire, à quelques pages de distance?

Jordan répète encore avec Meyer que les tubules se rapportent à deux grands types que relient des formes de transition. Les uns ont une étroite lumière et un revêtement de hautes cellules polyédriques; les autres possèdent une large cavité bordée d'un épithélium très aplati. De ce fait, l'auteur passe à l'hypothèse. C'est, dit-il, la pression exercée par le liquide vésiculaire qui détermine de pareilles transformations cellulaires.

Je ne saurais souscrire à cette tentative d'explication. J'ai vu des diverticules étroits revêtus de cellules lamelleuses; j'ai vu de larges diverticules bordés en partie par de hautes cellules polyédriques, en partie par des cellules aplaties. Comment s'expliquer alors que la surface interne d'un diverticule, soumise, sur toute son étendue, à une même pression, soit revêtue d'un épithélium polymorphe.

L'explication mécanique de Jordan était prématurée; le fait nouveau que j'apporte montre qu'elle est erronée. Abandonnons l'hypothèse et gardons le fait, suivant le principe formulé jadis par Cl. Bernard.

C) *Kystes*. — La transformation kystique des diverticules endodermiques a été entrevue par Tourneux qui se demande si les excavations de la cavité vésiculaire « communiquent avec la cavité vitelline ».

1. Jordan admet que « ces bourgeons pleins sont probablement le résultat d'une séparation manquée plutôt que d'une prolifération subséquente ». Je cite, sans comprendre nettement la pensée de l'auteur.

A.-W. Meyer qui a observé ces kystes leur reconnaît deux origines. Les uns résultent d'une évagination endodermique; que survienne une prolifération mésodermique; l'orifice du diverticule se rétrécit et se clôt finalement.

D'autres fois, le kyste résulte d'une prolifération irrégulière de l'épithélium vitellin dans le mésoderme sous-jacent; de ce fait, un îlot mésodermique se trouve inclus au centre de l'endoderme vitellin.

Comme Jordan, je dois avouer que je n'ai jamais observé une pareille histogénèse et je suis heureux de me trouver d'accord avec cet auteur sur un autre point encore.

En 1907, il rejetait la présence des kystes dont j'admettais la réalité en 1908, après l'étude de coupes en série. En 1910, il admet que les diverticules peuvent perdre leur connexion avec la cavité vésiculaire et il note que le nombre de ces kystes s'accroît avec l'âge : il serait plus exact de dire jusqu'à un certain âge.

Quant à Grösser (1909), il pense que les kystes résultent de la dégénérescence des cellules épithéliales. Je crois ce mode de genèse possible pour de très petits kystes; il me semble tout à fait improbable pour ces kystes volumineux dont le diamètre atteint l'épaisseur de la paroi vésiculaire.

Il est difficile de saisir la pensée de Jordan sur les processus de dégénérescence. « Fréquemment, dit-il, les cellules sont disloquées et montrent des signes de dégénérescence..... Quelquefois le noyau paraît suspendu par quelques fils délicats de spongioplasma dans une cellule : le cytoplasme semble être dégénéré... La dégénérescence est plus avancée sur la plus vieille » des deux vésicules qu'il a examinées. » Mais comme le mésenchyme et les hématies sont d'aspect normal, Jordan conclut « que le degré de dégénérescence qui a eu lieu est le résultat naturel d'un processus *post mortem* ». Je ne m'attendais pas à cette conclusion, je l'avoue. Quand je vois un organe très bien fixé, et que je trouve, çà et là, des éléments porteurs d'altérations, il ne me viendrait pas à l'idée que ces éléments se soient lésés *post mortem*. S'il en était ainsi, comment se ferait-il que les cellules voisines aient gardé leur aspect normal?

III. Le tissu conjonctif. — Les auteurs se bornent pour la plupart à signaler l'existence du tissu conjonctif dans l'épaisseur de la vésicule.

Meyer montre que ce tissu varie d'aspect avec l'âge. De type embryonnaire sur les jeunes vésicules, il serait déjà fibreux chez les embryons de 10 semaines; et il commence à se condenser au voisinage de l'endoderme vitellin, comme je l'ai également constaté.

J'espérais trouver quelques renseignements plus précis dans les deux

mémoires que Jordan a consacrés à l'étude de deux vésicules, car le travail de Meyer n'a aucune prétention histologique. Mon espoir a été déçu.

« Le mésenchyme, dit Jordan, correspond d'une façon très étroite au tissu conjonctif embryonnaire, mais il est plus compact et plus fibrillaire que lui. » L'auteur veut-il dire par là que les cellules y sont très serrées et qu'elles édifient déjà un plus grand nombre de fibrilles collagènes? Je l'ignore, et faute de comprendre la pensée de Jordan, je m'abstiens de toute critique.

Puis, l'auteur indique qu'à côté de cellules étoilées ou fusiformes, il existe des éléments dont on ne peut discerner les limites cellulaires « le tout formant un syncytium plutôt compact ». Mais ce syncytium est-il constitué comme le tissu conjonctif primordial, décrit par Retterer dans l'évolution des bourses muqueuses et péritendineuses? est-il formé par des cellules anastomosées par leurs prolongements? L'auteur ne le dit pas, et ce terme de syncytium a été pris dans des acceptions si différentes qu'il ne saurait nous éclairer sur les idées de notre savant collègue.

Il n'existe pas chez l'homme, dans le tissu conjonctif vésiculaire, de cellules géantes identiques à celles qu'on observe chez les animaux. Saxer, a appelé l'attention sur ces éléments; Maximow les a retrouvés chez le lapin, le cobaye, le rat, la souris, le chien, le lapin et je les ai moi-même observés chez d'autres animaux.

IV. Les vaisseaux. — Je ne m'arrêterai pas longuement sur la vascularisation de la vésicule.

Les vaisseaux apparaissent au pôle distal de la vésicule comme l'ont montré Spee, Debeyre et d'autres encore, et cela à l'inverse de ce que j'ai observé chez la chauve-souris.

Le sang qu'ils drainent ne tarde pas à être collecté par les vaisseaux omphalo-mésentériques, vaisseaux qui paraissent sujets à de fréquentes anomalies.

His, sur un embryon de 2 mm. 6, décrit une artère volumineuse, et une veine de plus faible calibre.

Kollmann (Atlas fig. 136, t. I) figure deux petites artères et une veine volumineuse.

A. W. Meyer a signalé d'autres dispositions; il a vu trois artères pour deux veines. Il ajoute que la paroi des veines se distingue aisément de celle des artères; la veine est formée d'une seule assise de cellules aplaties; à ces cellules, s'ajoutent, sur les artères une assise formée de « somewhat flattened entodermal cells ».

Eternod, sur un embryon de 1 mm. 3, décrit « vers la partie postérieure du sac vitellin, dans la portion qui confine au pédicule abdo-

minal » une anse veineuse (*sinus veineux ombilical ansiforme.* « De ce tronc commun marchant parallèlement au canal allantoïdien, et produit par la confluence, sur la ligne médiane, de deux veines primitivement distinctes, se dégagent deux veines qui passent dans l'épaisseur du mésoderme de la vésicule ombilicale et contournent le champ embryonnaire, en circonscrivant le futur orifice omphalo-vitellin pour aboutir, enfin, de chaque côté dans les branches du cœur. »

Les résultats d'Eternod[1], publiés dans divers journaux, en 1898 et en particulier dans l'*Anatomischer Anzeiger* (t. XV, p. 181) ont été confirmés par Selenka[2] chez Hylobates Rafflesi.

Cependant, W. E. Dandy[3] conclut de l'examen d'un embryon de 2 millimètres, muni de 7 paires de somites, que les vaisseaux sont développés au maximum dans le segment distal de la vésicule « near the center of the vesicle »; il déclare ce résultat en contradiction avec les données d'Eternod qui admet que le sinus ansiforme constitue le premier vaisseau de retour de la circulation vitelline.

V. Le sang. — Je laisserai de côté la question de l'hématopoièse qui m'entraînerait beaucoup trop loin. Je me borne seulement à deux remarques.

Sur ce point, Jordan s'est rattaché complètement aux conclusions formulées par Maximow. Il n'a pas craint de se livrer à des critiques, que beaucoup jugeront intempestives, sur nombre de travaux longuement mûris. A-t-il tort? A-t-il raison? Je n'en sais rien, mais personne ne méconnaîtra que Jordan va vite en besogne puisque l'examen de deux pièces, fixées l'une dans l'alcool, l'autre dans le formol, suffit pour lui livrer la clef de ce problème ardu qu'est la formation de nos premiers globules sanguins.

Le seul fait que je veux retenir ici, et il est intéressant, c'est que Jordan signale des globules blancs dans les vaisseaux sanguins de l'embryon de 13 millimètres. Ces globules blancs, je les retrouve plus tôt encore (embryon de 9 mm.), en nombre relativement considérable, et sur ce même embryon j'observe déjà quelques globules rouges anucléés, alors que Jordan n'en trouve pas encore chez le plus gros de ses deux embryons.

Quant à Norberg, il décrivit sur la vésicule d'un embryon de cinq semaines, l'hématopoièse. Il voit, dans l'endoderme vitellin, des amas de huit ou dix noyaux, entourés chacun d'une écorce cytoplasmique et

1. 1902. Éternod (A. C. F.), Anse veineuse vitelline des primates, *Compt. Rend. de l'Association des Anatomistes*, session de Montpellier, p. 103.

2. 1900. Selenka (E.), Studien über Entwickelungsgeschichte, *Menschen. Affen*, Wiesbaden.

3. 1910. Dandy (Walter E.), An human embryo with seven pairs of somits, measuring bouat 2 mm. in length, *The American Journal of Anatomy*, t. X, p. 85.

d'une membrane. Il admet que ces éléments sont destinés à évoluer en globules rouges. Rejetés dans le tissu conjonctif, ils passent de là dans les vaisseaux. C'est là un processus que l'auteur rapproche des observations de Spee, mais je n'ai rien vu, dans mes préparations qui puisse légitimer de pareilles conclusions. Je m'abstiens d'ailleurs de toute critique sur cette question de l'hématopoièse dont je ne veux pas ici aborder le fond.

VI. Le mésothélium. — Sur les vésicules très jeunes, le mésothélium est représenté par des cellules cubiques (Janosik) ou polyédriques hautes, disposées sur un seul rang, comme l'ont noté une série d'auteurs. Ces cellules sont même parfois plus volumineuses que l'endoderme vitellin, comme l'a reconnu Frassi sur une vésicule de 1 mm. 9 × 0 mm. 9 et comme je l'ai constaté moi même.

A leur pôle libre se dresse, chez le chien, une bordure en brosse indiquée par Paladino (1901) et, cette particularité, je l'ai constatée à plusieurs reprises, et en particulier sur un embryon de 9 millimètres. Le pôle libre de la cellule était encadré par des bandelettes de fermeture.

Bordure en brosse et bandelettes n'ont pas été retrouvées par Jordan.

Plus tard, on trouve, sur la même vésicule, un épithélium polymorphe, haut par places, lamelleux ailleurs, ce qui montre assez que cette transformation ne s'effectue pas d'une façon brusque et simultanée sur toute l'étendue de la vésicule, mais qu'elle procède par îlots.

Finalement, le mésothélium s'aplatit; il est arrivé déjà à ce stade sur des embryons de 11 millimètres. Il n'a plus qu'à disparaître.

DEUXIÈME PARTIE

L'ÉVOLUTION DE LA VÉSICULE OMBILICALE

CHAPITRE PREMIER

Observations personnelles.

On peut distinguer trois stades dans l'évolution de la vésicule ombilicale.

I. *Stade de formation.* — Dans le premier, la vésicule communique avec l'intestin; elle commence par s'aboucher largement avec lui; elle finira par être reliée à lui par un étroit pédicule, le

canal vitellin. D'un volume considérable par rapport au volume de l'embryon, la vésicule est formée d'une paroi dont l'épaisseur oscille entre de très larges limites; mince par endroits, large en d'autres, elle doit ces variations, non point aux épithéliums qui tapissent ses deux faces, mais au tissu de soutien interposé entre l'endoderme vitellin et le mésothélium; ce tissu de soutien est très abondant; par places, il constitue des bourrelets qui se dressent sur la face externe de la vésicule. Dans certains de ces bourrelets cheminent des vaisseaux sanguins.

A ce premier stade, l'endoderme vitellin se présente comme une masse syncytiale, semée de noyaux disposés sur un seul rang. Peu à peu, des limites cellulaires se dessinent entre les noyaux, et l'épithélium ombilical constitue bientôt un revêtement, banal et régulier, d'éléments prismatiques et bas, disposés sur une seule couche; les ébauches diverticulaires commencent à apparaître lorsque l'embryon atteint 3 à 4 millimètres.

Le tissu conjonctif constitue une lame irrégulière, épaisse par places, mince ou absente en d'autres; en tout cas, ce tissu est alors plus abondant qu'à la période d'état; il se montre formé de cellules étoilées et anastomosées; ces cellules sont volumineuses mais rares; quelques-unes se disposent autour des vaisseaux sanguins à la façon de rayons.

Ces vaisseaux sont assez nombreux, mais encore assez grêles (15 à 35 μ). Ils procèdent des îlots de Wolff épars dans la vésicule.

Quant au mésothélium, c'est un épithélium prismatique, plus volumineux que l'endoderme vitellin, sur certaines vésicules jeunes tout au moins[1].

II. *Stade d'état.* — Pendant la seconde étape de son évolution qu'on peut qualifier de période d'état, le canal vitellin se con-

1. Chez Tarsius, la vésicule est d'abord ovoïde; sa petite extrémité est en rapport avec l'embryon qui la déborde de toutes parts (Tarsius, n° 740 de la collection Hubrecht).

Chez Tupaya, la vésicule ombilicale est d'abord réduite à un endoderme aplati comme l'endoderme intestinal, et accolé au trophoblaste. Elle ne présente ni mésoderme, ni vaisseaux (Embryons 203, 205, 206, 207, 239, 251, 621, de la collection Hubrecht).

Plus tard, se forme une double ébauche placentaire. La vésicule n'a pas encore de mésoderme. En regard de l'embryon, l'endoderme est formé de cellules hautes,

stitue, se rétrécit et s'oblitère. Dès lors, la vésicule ombilicale cesse de communiquer avec l'intestin. Sa paroi qui demeure d'épaisseur inégale, comme au premier stade, présente encore à sa face externe, des saillies qui sont formées, les unes uniquement de tissu conjonctif, les autres à la fois de tissu conjonctif et de vaisseaux. Les premières s'observent surtout au début de ce second stade; les secondes résultent vraisemblablement de la néoformation ou de l'extension des vaisseaux dans les crêtes conjonctives originelles. J'ajoute que les diverticules endodermiques peuvent aussi, par leur extrémité profonde, soulever le mésothélium et déterminer le formation de saillies.

L'endoderme vitellin s'est modifié, dans sa morphologie comme dans sa structure.

S'il reste généralement simple au-dessus des vaisseaux, il se stratifie souvent, là où les vaisseaux font défaut à sa face profonde; il édifie des bourgeons pleins, irréguliers, qui peuvent s'étendre jusqu'au contact du mésothélium.

De plus, l'endoderme émet des diverticules, simples ou ramifiés, qui sont caractéristiques de la période d'état et peuvent subir la transformation kystique. Ces diverticules apparaissent les uns après les autres. Ils sont encore rares sur les embryons de 5 millimètres, puis ils augmentent progressivement de nombre : on en compte 40 à 50 par coupe chez les embryons de 11 millimètres.

J'ai insisté précédemment sur les particularités de structure que présentent, à cette période, l'endoderme vitellin et ses dérivés. Je me borne à rappeler la présence d'enclaves et de filaments ou de lamelles remarquables par leur basophilie, par leur polymor-

étroites, serrées. En regard des ébauches placentaires, il est constitué par des éléments très larges, mais très bas. Des fosses de transition relient ces deux formes cellulaires de l'endoderme (Embryons 241, 247, 266, 319 de la collection Hubrecht).

Quand le mésoderme est apparu, la coupe de la cavité utérine affecte la forme d'un rectangle; les deux petits côtés du rectangle sont en rapport avec les deux ébauches placentaires; les deux grands côtés sont en connexion l'un avec la vésicule allantoïde, l'autre avec le sac vitellin séparés l'un de l'autre par l'embryon. La constitution de la paroi ombilicale est différente sur les deux faces de la vésicule. La face de la vésicule tournée vers l'utérus est formée : 1° d'ectoderme; 2° d'un mésoderme vasculaire; 3° d'un endoderme polyédrique, dépourvu de diverticules. La face tournée vers l'embryon est dépourvue d'ectoderme. Elle comprend : 1° une lame mésodermique dont l'assise superficielle n'a pas l'aspect épithélial; 2° et une couche de cellules endodermiques (Embryon 274, collect. Hubrecht).

phisme, par leur siège essentiellement variable, par leur localisation multiple dans une même cellule. De par leurs caractères, ces formations rappellent l'ergastoplasma. De plus, les éléments de l'endoderme vitellin qui bordent la cavité vésiculaire et ses diverticules sont entourés à leur pôle libre par des bandelettes de fermeture, et certains d'entre eux portent, à leur pôle apical, des cils véritables ou une bordure en brosse. J'ajoute que, pendant toute cette période, il existe dans l'endoderme vitellin, à côté de cellules géantes, des éléments en voie de dégénérescence, des éléments en voie de mitose, des éléments en train de se desquamer dans la cavité vésiculaire.

Bien qu'il continue à s'accroître, comme le montrent les mitoses dont il est le siège, le tissu conjonctif paraît, à ce stade, moins développé qu'il n'était au stade précédent. Il fait défaut en nombre d'endroits : c'est, par exemple, quand un bourgeon ou un cul-de-sac endodermique prend contact avec le mésothélium ou quand l'endoderme vitellin s'accole à un gros vaisseau. Partout où il existe, ce tissu conjonctif est très réduit; il est encore représenté par de grandes cellules étoilées et anastomosées.

Les vaisseaux sanguins s'accroissent; ils augmentent de nombre et de calibre, et leur endothélium prolifère par voie mitosique. La lumière des vaisseaux est bourrée de globules rouges et il est intéressant de constater encore qu'il existe des globules blancs, que ces globules blancs sont de types variés (lymphocytes, gros mononucléaires, leucocytes à noyau contourné) et que le taux de ces globules blancs est notablement supérieur au taux de l'adulte.

Quant au mésothélium, c'est un épithélium simple, aplati ou cubique; son pôle apical, entouré par des bandelettes de fermeture, est pourvu d'une bordure en brosse, et ces détails de structure sont déjà visibles sur les vésicules d'embryons de 5 millimètres.

III. *Stade de régression.* — La régression de la vésicule ombilicale commence très tôt, mais il s'en faut de beaucoup qu'elle s'effectue avec la régularité qu'elle affecte sur nombre d'organes. J'ai vu des vésicules ombilicales de fœtus à terme dont l'involution

est bien moins avancée que celle d'embryons de 2 centimètres.

D'autre part, les phénomènes régressifs ne semblent pas se dérouler dans un ordre toujours le même. C'est cette constatation qui nous a fait juger nécessaire de donner une analyse succincte des vésicules que nous avons eu l'occasion d'étudier. Telles sont quelques-unes des raisons qui rendent délicate l'étude du stade de régression, stade que passent sous silence la plupart des auteurs qui se sont occupés de la vésicule ombilicale.

A condition de s'en tenir aux phénomènes les plus généraux de la régression, on peut dire que tous les éléments de la vésicule ombilicale sont le siège de phénomènes involutifs.

Les diverticules creux voient leur lumière s'effacer, et ils semblent se transformer en bourgeons pleins.

Ces bourgeons pleins, à leur tour, s'atrophient. Leur noyau s'altère et se trouve reporté contre la membrane cellulaire; le cytoplasme devient transparent et se vacuolise. Puis, les membranes cellulaires disparaissent; le champ cytoplasmique diminue d'étendue et le bourgeon se trouve réduit à un amas de noyaux pycnotiques. Ces noyaux sont serrés les uns contre les autres; ils forment un nodule isolé dans le tissu conjonctif. Ils se résorbent enfin à la suite d'un processus que je ne saurais encore préciser.

Du fait de la dégénérescence de ses bourgeons pleins, l'endoderme vitellin se trouve réduit à une bande à bords à peu près parallèles.

Cette bande est formée d'éléments irréguliers, souvent polyédriques, irrégulièrement stratifiés. Les cellules dégénérées y sont nombreuses. Cette bande se desquame par sa surface, sans que des phénomènes de régénération parallèles compensent cette élimination de cellules épithéliales. Aussi l'endoderme vitellin s'amincit-il progressivement; dans nombre de cas, il est réduit, à deux assises ou même à une assise cellulaire unique[1].

Il y a plus : cette assise cellulaire unique peut disparaître à son tour : en pareil cas, la cavité vésiculaire s'oblitère; à sa place, se

1. Dans certains cas, des zones d'épithélium simple alternent avec des plages d'épithélium bistratifié. On peut interpréter les plages stratifiées comme des territoires dont l'involution ne s'est pas encore intégralement effectuée.

développe parfois un noyau fibreux, en continuité avec le tissu conjonctif de la vésicule.

Pendant toute cette période de régression, l'endoderme vitellin ne montre plus aucune des différenciations que nous avons décrites au pôle apical de ses éléments superficiels. Le cytoplasme des cellules épithéliales ne possède ni grains de sécrétion, ni formations basophiles. En un mot, l'endoderme vitellin ne présente dorénavant aucun des signes histologiques de l'activité glandulaire. C'est un épithélium de revêtement banal qui peut totalement disparaître par desquamation et, peut-être aussi, par surcharge calcaire de ses éléments.

Tandis que l'endoderme dégénère, le tissu conjonctif continue à évoluer. Ce n'est plus ce tissu assez parcimonieusement distribué, ce tissu formé de grandes cellules conjonctives, étoilées et anastomosées, qu'on observe à la période d'état. Le tissu de soutien est maintenant abondant, et s'étale au-dessous de l'endoderme vitellin comme le derme au-dessous d'un épiderme planiforme. Constitué tout d'abord par des cellules dont les noyaux sont très rapprochés les uns des autres et dont le corps cellulaire est remarquablement exigu, il ne tarde pas à édifier des faisceaux conjonctifs, à la face profonde de l'épithélium; cette édification se poursuit, si bien que le tissu conjonctif se transforme tout entier en une capsule fibreuse épaisse, disposée à la périphérie de la vésicule.

Quand l'endoderme vitellin disparaît en totalité, cette capsule se relie souvent, au noyau fibreux qui occupe le centre de l'organe, à l'aide de tractus irréguliers, anastomosés les uns avec les autres, et les mailles du réseau ainsi constitué sont occupées par des amas calcaires.

Les vaisseaux participent au mouvement régressif dont la vésicule est le siège. Leur diamètre diminue; de 80 μ, il tombe à 60, à 30 μ. Leur nombre va décroissant. La section de telle vésicule montre la coupe de 15 vaisseaux au lieu des 30 ou 40 vaisseaux qu'on observait à la période d'état. Enfin, les vaisseaux achèvent de disparaître, mais les pièces que j'ai eues dans les mains ne m'ont pas permis d'élucider le processus histologique de leur résorption.

Quant au mésothélium, il s'aplatit pour disparaître finalement

sur les vésicules qui, au moment de la naissance, sont arrivées au terme de leur régression.

De ces faits, il résulte que la vésicule ombilicale a, tout d'abord, une structure comparable à celle de l'intestin embryonnaire.

Plus tard, elle perd ses connexions avec le tractus intestinal; elle arrive à son plein développement et paraît alors résorber le vitellus liquide accumulé dans sa cavité.

Elle entre enfin en régression, mais sa régression ne s'effectue pas à la faveur d'un processus régulier et, pour ainsi dire inflexible, d'un processus dont les étapes sont constantes dans leur nature et dans leur durée. Il y a là des variations individuelles dont la cause reste tout entière à déterminer.

(*A suivre.*)

Expériences sur les Leucocytes

Diapédèse — Phagocytose

Par le Dr ONIMUS

Grand Prix de l'Académie des Sciences, etc.

AVANT-PROPOS

« Les leucocytes ou globules blancs représentent réellement les éléments salutaires de l'organisme. Ce sont eux, en effet, qui saisissent les microbes vivants et qui les dévorent avec voracité. » Ainsi s'exprime Metchnikoff, mais comme nous le verrons plus loin, en discutant son opinion, elle est des plus douteuses.

Or qu'est-ce que le leucocyte ou globule blanc? — Rien autre chose qu'une cellule de pus! C'est, du moins, ce qu'affirment Cohnheim et ses élèves.

D'où la déduction forcée que plus l'organisme fabriquera de pus, plus il sera sain!

Aussi, c'est très sérieusement que l'on a proposé de favoriser la formation d'abcès chauds! — la suppuration devant être considérée comme un acte important de l'organisme qui cherche à se libérer — l'on a même écrit ceci : « Le vrai médecin est le leucocyte ».

Avec la gradation dans les affirmations, on ne sait plus où l'on s'arrêtera dans ce panégyrique du leucocyte.

On commence par émettre un fait hypothétique; on sait même qu'il n'est qu'hypothétique, peu à peu on le donne comme certain, on l'affirme et l'on raisonne comme s'il était réel.

Rien n'est plus instructif sous ce rapport que l'historique du bacille de la grippe auquel Pfeiffer a même donné son nom. Tout le monde le considéra comme l'agent spécifique de l'infection. Cette

opinion se maintient intacte pendant des années et aujourd'hui encore, malgré les faits contradictoires observés par Bezanson, par Jong, par Castay, etc., le cocco-bacille est encore regardé par plusieurs médecins crédules, comme l'agent pathogène de la grippe.

Autre exemple de cette indifférence du public et de cette absence de contrôle. Il s'agit cette fois d'une légende historique et elle est tellement amusante et instructive que nous ne pouvons résister au plaisir de la mentionner. Tout le monde a accepté la légende du farouche Omar — c'est l'expression consacrée — qui aurait brûlé la bibliothèque d'Alexandrie.

En pleine Académie, Dupin lui a reproché son crime. Il est peu pardonnable pour un académicien d'ignorer que, non seulement Omar ne vint pas à Alexandrie, mais que s'il y fût venu il n'aurait pas trouvé de livres à brûler; ils avaient été détruits depuis deux siècles et demi.

Aussi je crains bien qu'il ne soit pas facile de montrer l'exagération de la phagocytose; car elle a tout envahi, les cours, les livres scientifiques, les sociétés médicales, et même les journaux politiques.

A la Société de Biologie toutes les communications, sauf celles de Retterer et de ses collaborateurs, autour desquelles on a d'ailleurs fait le silence, admettent comme démontrée cette théorie.

Celle-ci d'ailleurs est très attrayante, elle a pour elle quelques faits exacts; de plus elle plaît par une tendance métaphysique à laquelle notre esprit se laisse aller volontiers. En effet, on a fait des fonctions de leucocytes un vrai roman physiologique, en lui prêtant des attributions providentielles de cellules-gendarme.

Il faudrait, en premier lieu, bien prouver la diapédèse. « L'acte primordial de la phagocytose, dit Bouchard, est la sortie des leucocytes en dehors des espaces où ils sont normalement contenus. »

C'est tout à fait notre avis et nous consacrerons la plus grande partie de ces pages à démontrer, que précisément cette sortie n'existe guère, si ce n'est dans des cas exceptionnels au moins pour les animaux supérieurs.

Dans tous les cas, il y a dans toutes ces questions un tel enchaî-

nement des idées, que l'étude de la phagocytose amène l'étude de la diapédèse, qui à son tour amène l'étude du leucocyte; enfin, l'étude du leucocyte amène celle de la granulation vivante, avec ses mouvements moléculaires.

Aussi pour être logique nous avons dû commencer par étudier la molécule vivante, surtout ses phénomènes de pénétration l'une dans l'autre. Être logique, c'est le commencement de la clarté et notre seule ambition est de ne pas mériter ce que lord Lister a dit de la phagocytose : « Si jamais il y a eu un chapitre romanesque en pathologie, c'est assurément celui de l'histoire du phagocytisme. »

DE LA MOLÉCULE VIVANTE. — DIAPÉDÈSE. PHAGOCYTOSE

J'ai dirigé particulièrement mes études sur les conditions de la production des globules blancs. J'ai prouvé qu'ils avaient les conditions de leur formation dans les tissus ; j'ai prouvé pour la première fois que ces éléments pouvaient se développer dans un liquide organique sous les yeux de l'observateur...

J'ai vu, à la même époque, que la levure de bière peut se former aussi spontanément sous les yeux de l'observateur, dans un liquide parfaitement transparent où l'on n'apercevait rien au début de l'expérience.

Claude Bernard (Rapport sur le progrès et la marche de la physiologie générale).

I

Molécule vivante.

La molécule Eau — H^2O — composée uniquement de deux atomes, oxygène et hydrogène, est la plus simple de toutes. Elle est le trait d'union de toutes les combinaisons soit organiques, soit inorganiques. Elle présente en même temps les phénomènes les plus extraordinaires et les plus inattendus. Comme nous les connaissons depuis notre enfance, nous n'y prêtons plus aucune atten-

tion et cependant en y réfléchissant, que de contradictions avec les lois ordinaires de la matière! De tous les corps connus, ses atomes au lieu de se resserrer par le refroidissement, se dilatent. Cette dilatation commence même déjà à 4 degrés au-dessus de zéro. Ce n'est pas tout : à 80 degrés au-dessous de zéro, avec une forte pression, les molécules se rapprochent et la glace, qui surnageait, tombe au fond de l'eau.

Le corps qui présente de pareils phénomènes, lorsque les molécules se gênent mutuellement, doit nécessairement en présenter de très variables, lorsque la température leur permet de prendre plus facilement des combinaisons diverses.

Aussi n'est-ce pas seulement à 100 degrés, que l'évaporation a lieu; celle-ci, c'est-à-dire le passage de la molécule liquide à la molécule gazeuse, se fait à toute température.

D'un autre côté, la molécule H^2O représente l'élément principal de tous les phénomènes cosmiques; de plus, elle est le support de la tension électrique de l'atmosphère : elle agit encore comme thermo-régulateur et cela à doses infinitésimales; on dirait presque l'entité vivante de toutes les manifestations du globe. Mais il lui manque un caractère essentiel de la vie; c'est non pas la spontanéité, ni le fonctionnement, ni l'activité chimique ni même l'assimilation; ce qui lui manque c'est la faculté de se développer et, comme le dit Le Dantec, on ne doit considérer comme *vivant*, qu'un corps qui a tous les attributs d'un être vivant.

Voilà deux ovules : l'une vient d'être fécondée; l'autre ne l'est pas. Toutes deux apparaissent physiquement identiques pendant quelques minutes. Cependant l'une est vivante car elle va se développer et l'autre au contraire devient granuleuse et finit par être résorbée.

Peut-on dire que cette dernière est *vivante*?

— Non!

Mais elle pourrait le devenir, car elle est composée des mêmes molécules de substances dites vivantes que l'autre ovule qui a été fécondée; mais, il lui manque un des caractères, le seul essentiellement vital : la propriété de croissance et de développement. Uniquement parce qu'un spermatozoïde n'est pas venu mélanger

ses molécules avec les siennes, les imprégner, elle va évoluer dans le sens de la régression et perdre peu à peu ses propriétés de substance vivante.

Dans quelques heures elle sera entraînée en dehors de l'organisme, qui va la rejeter comme un corps étranger et inutile.

L'autre, au contraire, qui a été imprégnée, va présenter une série de phénomènes. Au bout de deux heures et demie à trois heures, au point d'élection où les spermatozoïdes ont pénétré par l'orifice appelé micropyle, la segmentation va commencer.

Cette imprégnation, ce mélange des atomes constitue la vie, et à partir de ce moment l'ovule va progresser dans un sens déterminé et suivant un plan tracé à l'avance.

Les matières organiques qui composent l'ovule ont la propriété non seulement de croître, mais encore de transmettre, d'une manière lente et continue, leur état moléculaire aux substances qui naissent par la suite.

Songez que ces atomes vont donner naissance à des produits définis qui contiennent en germe toutes les transformations successives, et cela avec les instincts accumulés pendant des siècles.

Comment cela se fait-il ?

Nous n'en savons rien. Le mieux est d'avouer que nous ignorerons toujours en quoi consiste le principe vital (le truc, comme dit l'abbé Moreux) qui fait que des atomes réunis donnent dans un cas un épi, un chêne ou un animal. Comment se fait-il que ces éléments ne vivent qu'un certain temps et qu'ils renferment déjà la mort en eux-mêmes?

C'est nous embarrasser de questions obscures que de rechercher le *pourquoi* de tous ces phénomènes. Qu'il nous suffise de savoir que cela est ainsi. Malgré les recherches expérimentales de Loeb et celles de Bataillon, il y aura toujours dans ces questions de fécondation un élément inconnu, et c'est à la fois perdre son temps et faire dévier la science que de s'appesantir longuement sur ce problème, qui dépassera toujours notre intelligence.

Fécondation ou *phagocytose normale*. — Dans tous les cas, c'est dans l'étude de l'ovule que nous pouvons trouver le secret des transformations des éléments anatomiques. Il ne suffit pas en effet,

d'étudier un tissu histologiquement à un stade quelconque de son développement; il faut répéter cette étude aux diverses époques de l'évolution de l'organe : c'est le vrai moyen d'en bien connaître toutes les lois.

Après la fécondation, c'est-à-dire après la pénétration des spermatozoïdes, ceux-ci par leur liquéfaction (afin que chaque atome puisse être en contact avec le liquide fécondant) forment avec l'ovule une même masse amorphe.

Remarquons qu'il y a du côté de l'ovule une ouverture et du côté des spermatozoïdes une forme allongée et des mouvements ondulatoires très énergiques. Il nous faut surtout retenir ceci pour la compréhension de la pénétration des molécules l'une dans l'autre ce que nous appelons *phagocytose normale* : c'est que, là où cette pénétration est *utile et nécessaire*, la nature a prodigué les conditions qui peuvent favoriser cette pénétration.

Il se forme ainsi un élément nouveau et qui possède des propriétés toutes nouvelles.

Cela nous amène à nous demander quel est l'être nouveau qui dans l'englobement des microbes par les globules blancs résulte de cette fusion? Comment le globule blanc va-t-il évoluer dans cette nouvelle association moléculaire? Celle-ci dès sa formation, logiquement, doit être différente ou même être contaminée — le microbe amenant avec lui ses propriétés virulentes, de même que le spermatozoïde donne à l'ovule son cachet spécial.

II

Phénomènes électro-capillaires ou électro-atomiques.

A. Becquerel avait dans son laboratoire une série de tubes renfermant des liquides réductibles : l'un d'eux fut fêlé et quelques jours après Becquerel fut très étonné de voir une couche métallique le long de la fissure. Cela, pour tout autre que ce savant, aurait passé inaperçu, mais, pour Becquerel, ce fut le point de départ de nombreuses recherches.

Pour s'assurer que c'était bien l'espace capillaire qui produisait ce phénomène il dispose l'expérience de la façon suivante (fig. 1).

On fait couler le liquide à réduire entre deux plaques de verre AA′ que l'on maintient rapprochées par une forte ligature FF′ et le liquide contenu dans l'espèce d'entonnoir B arrive ainsi peu à peu entre les lames pour entrer en contact avec la dissolution réductrice (monosulfure de sodium, par exemple).

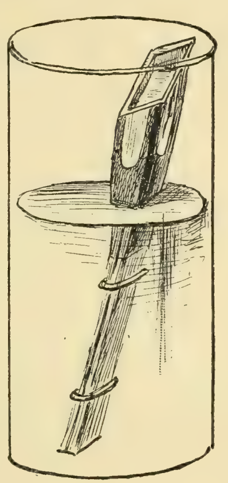


Fig. 1.

Quelque temps après, on constate que la réduction a eu lieu. Becquerel a varié ses expériences de différentes façons. Toujours les réductions se sont produites.

Ces expériences démontrent nettement l'importance des espaces étroits et même microscopiques des corps inorganiques. Toute paroi solide séparée d'une autre paroi par un espace capillaire produit des courants électriques.

Ceux-ci ont une grande intensité, car ils décomposent des sels qui demandent l'action d'une force électrique puissante. Cette intensité est due à ce que les courants ainsi produits n'éprouvent aucune résistance dans leur parcours, attendu que les tensions dégagées passent immédiatement dans la couche liquide infiniment petite adhérente aux parois.

Rôle des membranes. — Becquerel, dans ses expériences ultérieures, s'est servi de membranes.

Pour démontrer la production d'un courant par la simple séparation des liquides par une membrane, on emploie le dispositif suivant (fig. 2) : on plonge un tube de verre fermé à son ouverture inférieure par cette membrane dans un liquide réducteur et aussitôt l'aiguille d'un galvanomètre mis en rapport, est déviée.

Expériences personnelles. — La membrane séparant les deux liquides hétérogènes n'est même pas nécessaire, car nous avons observé qu'elle peut être remplacée par une masse de substance albuminoïde (blanc d'œuf, albumine). La difficulté était de trouver une disposition qui permette de bien maintenir la masse intermé-

diaire entre les deux liquides. Les tubes en U nous ont permis d'arriver à ce résultat (fig. 3).

Nous versons d'abord la substance albuminoïde M de manière qu'elle occupe tout le fond du tube; puis de chaque côté nous versons lentement, afin d'éviter tout mélange les liquides qui doivent réagir les uns sur les autres : au bout de quelque temps les solutions se rencontrent dans la couche albumineuse et donnent lieu aux doubles décompositions que l'on obtient avec les espaces

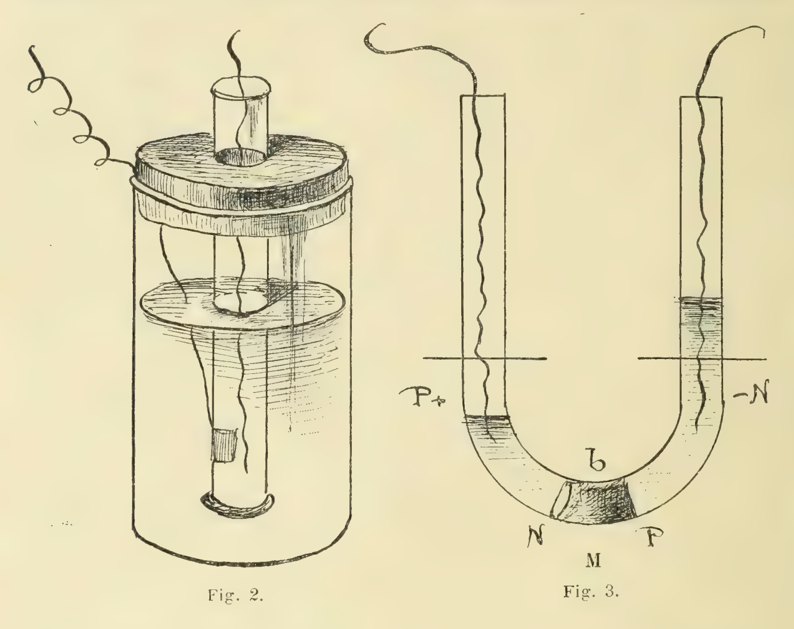


Fig. 2. Fig. 3.

capillaires ou les membranes. Ainsi, en mettant d'un côté une solution de sulfate de cuivre et de l'autre côté une solution d'oxalate de potasse, il se forme de très beaux cristaux bleus d'oxalate double de cuivre et de potasse.

Ces expériences sont de plus la preuve de ce qu'on a nommé la tension superficielle des liquides, car elles démontrent d'une façon palpable qu'une surface se comporte comme si elle était formée d'une membrane tendue.

Si l'action chimique que provoquent ces courants électro-capillaires ou mieux électro-atomiques est considérable, leur *action mécanique* n'est pas moins remarquable.

De même que les piles ordinaires, les piles électro-capillaires ou électro-atomiques ont une action de transport. Comme elles fonctionnent sans interruption tant que la vie subsiste, elles arrivent à des résultats considérables. C'est par ce mouvement de transport réel du pôle positif au pôle négatif qu'il y a renouvellement des tissus et échange de matières organiques.

Ce transport du pôle positif au pôle négatif est très facile à constater dans nos tubes en U. Nous interposons dans le bas du tube une masse demi-solide *b* qui permette à la différence de niveau de se maintenir. On fait passer le courant de P en N et, au bout de fort peu de temps, on voit le liquide baisser du côté du pôle positif et monter du côté du pôle négatif N.

Le transport pour les sels est double, c'est-à-dire que, tandis que certains sels vont au pôle négatif, d'autres vont au pôle positif et de plus il y a un choix dans ses transports selon la nature des ions. On peut même arriver par ce procédé à séparer les sels les uns des autres, car, selon leur conductibilité électrique, les uns sortent plutôt que d'autres. Ainsi en plongeant un tube fermé à son extrémité inférieure par une membrane endosmotique, renfermant une dissolution de sulfate de soude dans une éprouvette contenant du nitrate de chaux, il y a double décomposition. Il se forme du sulfate de chaux d'un côté de la membrane, tandis que le nitrate de soude *est enlevé* par le courant, allant du pôle positif au pôle négatif.

La *membrane* et les *substances albuminoïdes* sont par elles-mêmes génératrices de courants électro-atomiques, comme le démontrent les faits suivants que nous avons institués.

D'un côté de la membrane, nous mettons une solution de sucre de canne qui plonge dans de l'eau ordinaire. Il se forme aussitôt des courants électro-atomiques et le sucre passe à l'état de sucre interverti, comme le prouve la réaction cupro-potassique.

La pression de ces liquides a également une grande influence. Si on augmente le niveau du tube intérieur, qui renferme une solution de sucre de canne, on voit, selon la hauteur de ce liquide qui est en contact avec la membrane, le glucose apparaître plus ou moins promptement dans le vase extérieur.

Dans tous les cas, il faut retenir ce principe, démontré par les expériences de Becquerel et par nos propres recherches, que les espaces capillaires sont de vrais laboratoires de chimie.

Nous avons observé, d'un autre côté, que les substances albuminoïdes jouissent des mêmes propriétés que les espaces capillaires.

Le double courant qui entraîne les anions vers l'anode et les cathons vers la cathode existent dans la profondeur des tissus.

Dans ces recherches originales sur les systèmes des ions et des médicaments ioniques, Leduc a montré l'importance de ces lois.

D'ailleurs, Gley a insisté sur ces phénomènes de *sélection*, car, selon la membrane et les matières qui font partie du protoplasme, tel corps est transudé, à l'exception de tout autre.

Dans les inflammations, le gonflement des tissus est le résultat des courants électriques qui amènent hors des capillaires la masse renfermée dans l'intérieur des vaisseaux.

A mesure que ce liquide est décomposé, il est remplacé par un autre, et ainsi de suite. Quoi qu'il en soit, il y a, dans les tissus ainsi influencés par les courants électro-atomiques, une direction bien nette et des phénomènes de transport. Les liquides de l'organisme sont extravasés par ces actions électro-atomiques et viennent ainsi former les blastèmes.

III

Mouvement moléculaire ou brownien. — Importance de ce mouvement au point de vue biologique.

Les granulations sont animées de mouvements rapides, qui sont d'autant plus vifs que la particule est plus dense et plus petite, c'est-à-dire à mesure qu'elle est abandonnée à ses propres forces d'énergie intra-atomique.

Les granules en suspension fonctionnent, d'après le calcul de Jean Perrin, comme une molécule simple d'un gaz parfait. Cette hypothèse permettrait de voir la molécule, grâce à son mouvement — mouvement éternel et propriété essentielle des dernières particules de la matière —.

Avec le Dr Philippe, nous avons observé que ses mouvements

étaient augmentés par les courants électriques. Avec l'électricité de la pile, le grand inconvénient est le transport du pôle positif au pôle négatif. On voit, sous le champ du microscope, toute la masse se diriger dans le même sens, et cela entraîne et secoue les petites granulations, qui aussitôt paraissent plus agitées. Les bulles de gaz, qui se forment par la décomposition de l'eau, empêchent en même temps de bien distinguer ce qui appartient au mouvement brownien proprement dit ou au déplacement général.

Nous avons essayé, pour éviter ces inconvénients, l'électricité à haute tension. Dans l'emploi de ces courants électriques, il arrive ceci : le microscope fait lui-même partie du champ électrique et il électrise le pourtour de l'œil, ce qui nous a occasionné un érythème de la face. Nous avons alors isolé le tube du microscope, mais cela n'est pas facile ni pratique. Le mieux est encore de voir, aussitôt après la cessation de l'électrisation, si les mouvements sont devenus plus rapides, car l'influence de l'électricité dure quelque temps. Nous avons pu observer de cette façon que les mouvements de ces granulations deviennent plus vifs après l'électrisation.

Ces mouvements sont dus à l'énergie intra-atomique, comme dirait le Dr Gustave Le Bon. Ce qui le prouve, c'est que toutes les granulations moléculaires présentent des oscillations de ce genre, plus ou moins rapides, lorsqu'elles se trouvent dans un milieu qui n'est ni trop dense, ni trop visqueux.

Ces mouvements sont en général ralentis par l'addition d'un agent coagulant, *avant* le phénomène de coagulation.

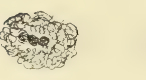
D'après cela, le phénomène d'adhérence entre molécules dépend du ralentissement du mouvement brownien; mais ce qui est remarquable et ce qui mérite d'être retenu, c'est que ce ralentissement *précède* le phénomène de coagulation.

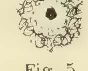
La coagulation, qu'on croîrait être un phénomène initial, est au contraire un phénomène consécutif et la forme apparente des modifications moléculaires.

Il est donc démontré par ces faits d'observation physique que la coagulation ne dépend nullement de la présence d'éléments cellulaires ou de principes renfermés dans l'intérieur des leucocytes, mais bien de modifications physiques, celles-ci étant souvent même

de simples orientations différentes (anti-corps, vaccins, anaphylaxie, etc.).

C'est évidemment le moment où cette différence d'orientation se produit, que la concentration moléculaire a lieu. C'est l'instant précis où les granulations apparaissent. L'observation de Malassey sur la coagulation du sang peut servir de type : c'est en effet dans le temps qui *précède* la coagulation que les globulins, c'est-à-dire les petites granulation, deviennent beaucoup plus nombreux.


Fig. 4.


Fig. 5.

Le spectacle de l'agitation moléculaire étonne l'observateur qui la voit pour la première fois. Lorsque deux de ces particules (fig. 4) viennent à s'attirer, leurs mouvements oscillatoires déterminent une légère inflexion, avec progression ce mouvement a lieu indifféremment, et souvent même alternativement, par l'une ou l'autre extrémité. Pour la granulation isolée (fig. 5), presque tous les observateurs confondent cette agitation moléculaire avec le mouvement des vibrions.

Mais il est une autre confusion dont les conséquences sont plus importantes, c'est celle qui fait croire à des phénomènes de phagocytose.

Ces corps infiniment petits sont animés de mouvements gyratoires permanents, qui les font pénétrer dans l'intérieur des substances visqueuses. Il suffit de voir au microscope une solution d'encre de Chine pour constater que cette confusion est possible.

Cette confusion existe même, car dans la méthode opsonique, si l'on prélève des globules blancs et qu'on mette ceux-ci en présence de particules fines d'encre de Chine, après un temps donné, on constate qu'un certain nombre de ces particules ont été comme phagocytées, car on peut les retrouver dans l'intérieur des cellules.

Achard et Aynaud ont montré avec quelle facilité les espaces intercellulaires se laissent pénétrer par les substances les plus diverses, à plus forte raison lorsque ces substances ont des mouvements propres et surtout des mouvements en spirale.

Une commission fut même nommée par la Société de biologie pour étudier la pénétration de la poudre de charbon à travers la tunique intestinale, et elle conclut à cette pénétration.

Brumpt a trouvé chez des lapins maintenus sur des planchers en plomb, une coloration grise due aux particules de plomb, sur les intestins et jusqu'aux spermatozoïdes : cela prouve évidemment que le mouvement brownien a persisté même d'une façon invisible et qu'il a envahi tous les tissus. Ce n'est pas d'une façon passive, comme le dit Haekel, mais bien d'une façon active que cette pénétration a lieu.

Cette pénétration s'explique facilement si l'on veut bien se rendre compte du mouvement circulaire et en spirale des molécules matérielles. Mais ce qu'il y a de certain c'est que ces mouvements gyratoires, qui ont lieu au milieu de liquides renfermant des substances visqueuses telles que les leucocytes, peuvent faire croire à quelques observateurs qu'il s'agit de phagocytose, et que c'est l'élément cellulaire qui seul a rempli cette fonction. Mais il y a là une erreur d'optique, comme pour deux trains qui se croisent; c'est celui qui reste immobile que l'on croit marcher.

Nous pouvons affirmer, dans tous les cas, que les sautillements en tous sens des granulations finissent par amener leur infiltration dans les éléments visqueux qui se voient dans la préparation; *les granulations vont au-devant de la cellule protoplasmotique.*

IV

Levures.

Afin de rendre notre exposition plus courte, et par suite plus nette, nous mentionnerons rapidement les expériences suivantes que nous avons répétées plusieurs fois depuis des années.

Nous plaçons dans des cornets faits avec du *papier à dialyse* des solutions d'eau sucrée, avec du sucre de canne (celui-ci ne donnant aucune réduction avec la liqueur cupro-potassique; cette réaction a lieu au contraire avec le sucre interverti ou glucose).

Ces cornets (fig. 6) plongent dans une solution de glucose, et au bout de quelques heures, ils renferment eux-mêmes du sucre de glucose, comme on peut s'en assurer par la réaction de la liqueur cupro-potassique. Cependant, au milieu de sucre interverti, il n'y a encore aucune cellule de levure de bière à l'âge adulte; on

n'aperçoit que des petits points ronds et ayant l'aspect de cellules à l'état embryonnaire. Ce n'est que *plus tard* qu'apparaissent de vrais globules de levure. Ces globules souvent se réunissent entre eux, mais toujours à l'extrémité d'un de ces spores, ou sur les côtés, on voit nettement des petites cellules, avec tous les caractères des globules naissants.

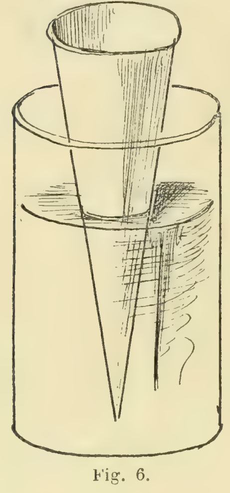


Fig. 6.

Ces expériences prouvent plusieurs choses :

1° Que le sucre de canne en traversant une membrane endosmotique se transforme en glucose ;

2° Que les cellules de la levure ne sont pas nécessaires pour opérer cette transformation ;

3° Que celles-ci naissent dans le milieu sucré, où l'on peut constater leur présence à toutes les périodes de leur formation.

Expériences avec d'autres membranes endosmotiques. — Nous avons entrepris des expériences avec des membranes naturelles, telles que celles qui proviennent de l'œuf. Nous enlevons une portion de la coque, près de la chambre à air, en laissant complètement intacte la membrane enveloppante, dite membrane de la coque, et nous plongeons cette partie de l'œuf dans de l'eau très fortement sucrée. Au bout de quelques heures, le mouvement d'endosmose a fait pénétrer le liquide dans l'œuf, comme cela est facile à constater par les réactifs ordinaires. Cet œuf est ensuite plongé dans de l'eau sucrée en fermentation, à une température de 35 à 37 degrés. Au bout de deux à trois jours, on constate au microscope la présence, dans le blanc d'œuf, des spores de la fermentation sucrée.

Des germes venant de l'air extérieur n'ont pu pénétrer dans l'intérieur de l'œuf et il est de toute évidence qu'il n'y avait primitivement aucun germe, ni dans le blanc ni dans le jaune de l'œuf. Il faut donc que ces spores se soient formées spontanément, ou qu'elles aient pénétré à travers la membrane. Or, cette membrane est partout continue et elle ne renferme normalement aucune ouverture. D'ailleurs, dès qu'il existe la plus légère ouverture, on

s'en aperçoit immédiatement, car il y a une forte pression intérieure par suite de l'endosmose, et cette pression détermine aussitôt la sortie de gouttelettes albumineuses, qui apparaissent à la face externe de la membrane. Le mouvement considérable d'endosmose qui se produit fait d'ailleurs gonfler l'œuf et, dans beaucoup de cas, il fait rompre la membrane; on ne réussit à conserver la membrane intacte, que dans un nombre de cas très limité.

Nous avons répété ces expériences avec la glucose, au lieu de sucre cristallisé.

La différence dans la rapidité de la production des spores de la levure est très grande, car on constate très vite leur présence dans l'intérieur de l'œuf. L'eau sucrée avec la glucose étant déjà dans les conditions physico-chimiques qui accompagnent la fermentation, et qui représentent pour ainsi dire une sorte de blastème.

Granulations et Microzymas.

Dans tous les liquides de l'organisme que l'on dit amorphes, il existe un aspect granuleux. Qu'est-ce au juste que ces granulations? Quel rôle jouent-elles? Leurs fonctions sont évidemment différentes, depuis la granulation qui est inerte jusqu'à celle qui subit des métamorphoses et qui est le point de départ de transformations successives. Celle-ci a été considérée, par Béchamp, comme un diminutif de la cellule et il lui a donné le nom de Microzyma, nom que l'on aurait bien dû adopter, au lieu de celui de granulation, qui est trop vague.

Pour nous, le microzyma est la forme initiale de tout être vivant : c'est la *molécule vivante.*

Le microzyma est visible; sa forme est circulaire, à contours très nets; c'est le point de départ de la cellule, qu'on voit grossir peu à peu. Il assimile, désassimile et même sécrète. Il s'entoure souvent d'une masse protoplasmatique qui, pour la levure, par exemple, forme de petites cellules ovalaires. Il se reproduit avec une vitesse très grande, tellement que dans certains cas il y a une telle quantité de microzymas, que certains auteurs ont donné le nom de tissus de granulations à cette végétation luxuriante.

Les microzymas qui donnent naissance à des leucocytes diffèrent selon les tissus où ils se produisent, le lieu d'origine imprimant pour ainsi dire son cachet. De fait la production des microzymas précède la génération de la cellule.

Observations de Claude Bernard et de Pasteur.

Claude Bernard, que nous avons cité en tête de ce mémoire, écrit qu'il a vu une cellule de levure *naître sous ses yeux dans un liquide parfaitement transparent, où l'on n'apercevait rien au début de l'expérience.* Et il ajoute : « Ceci montre *les conditions où tout se forme dans les êtres vivants*, soit dans un milieu demi-solide, soit dans un milieu liquide ».

Pasteur lui-même, dans un de ses mémoires sur la *fermentation lactique*, a écrit : « Il n'est pas nécessaire d'avoir déjà de la levure lactique pour en préparer; elle prend naissance *spontanément toutes les fois que les conditions sont favorables.* »

Il est vrai que Pasteur ajoute : « Je me sers du mot spontanément comme expression du fait, en réservant la question de la génération spontanée. »

Pour que Pasteur lui-même ait osé employer le mot spontanément, cela prouve à l'évidence que la naissance de ces levures a lieu *comme spontanément.* Le fait est qu'elles apparaissent tout d'un coup et de tous les côtés, bien saines et indépendantes. Ce phénomène, d'ailleurs, n'est pas une génération spontanée *proprement dite*, mais une transformation d'une substance vivante et bien vivante, puisqu'*elle est le milieu dans lequel naît spontanément un globule de levure.*

La cellule ne naît qu'après les différentes réactions du plasma, ou du moins ces réactions produisent un *corps organisé ayant forme.* La notion de ces phénomènes, que l'on observe dans la genèse de tous les éléments, a été obscurcie par la préoccupation de passer pour un partisan de la génération spontanée. Cette crainte est telle qu'on se rattache à toutes les explications contraires, au risque d'enseigner des faits erronés et même invraisemblables!

Différences « in vivo » et « in vitro ».

L'aspect et les propriétés des éléments anatomiques sont absolument différents selon que l'on les observe *in vivo* et *in vitro*.

Le meilleur exemple est fourni par les leucocytes. Déjà au contact de l'eau ces éléments augmentent de volume, parce qu'ils absorbent de l'eau par endosmose. Cette eau, se mêlant à son protoplasma, le rend plus transparent et moins visqueux; aussi le mouvement des granulations devient plus vif (fig. 7). C'est pour la même raison que, dans le sang frais, ces mouvements sont moins accentués que dans le sang d'un cadavre.



Fig. 7. — Leucocyte à l'état normal.

En même temps que ces phénomènes apparaissent il se forme, dans l'intérieur, un ou deux amas granuleux, qui deviennent bientôt des noyaux.

Le séjour prolongé des leucocytes hors du corps dans le sérum du sang ou même dans celui du pus produit un effet analogue à l'action de l'eau; ce qui fait que l'on trouve ces cellules avec un aspect un peu différent de celui qu'elles ont sur le vivant.

Ainsi, même pour les leucocytes et avec de l'eau simple, la différence, rien qu'à la vue, existe déjà entre les phénomènes qui se passent *in vivo* et ceux qui apparaissent *in vitro*.

L'eau produit une coagulation du contenu, sous forme d'un, quelquefois de deux, rarement de trois petits amas granuleux.

Metchnikoff a même voulu donner une signification *providentielle* à ces noyaux, car il écrit : « La forme multilobée du noyau doit être considérée comme une *adaptation* pour franchir le plus rapidement possible la paroi des capillaires. » Mais ce savant oublie que ces noyaux sont le résultat de l'action de l'eau. L'eau influe de cette façon sur les leucocytes, « cellules délicates, capables d'être altérées même par des liquides qui ne les tuent pas » (*loc. cit.*, p. 199).

Dajon, Gautier, Morel, Péju, etc., dans des communications, reconnaissent que l'eau, même légèrement salée, aux concentra-

tions habituellement employées dans les laboratoires, a déjà une action sur l'aspect et les propriétés vitales de ces cellules.

Le Dantec dit : « Nos procédés histologiques tuent les plastides et, par conséquent, nous ne voyons bien nettement leurs parties constitutives que quand ils sont morts. »

Stéphane Leduc fait observer qu'il ne faut pas croire que même dans une solution de sel marin à 0,90 p. 100, les éléments anatomiques n'éprouvent aucune altération. Ils ne perdent, ni ne gagnent d'eau, ils conservent leurs volumes et leurs poids spécifiques, mais ils subissent des modifications chimiques, ils échangent leurs électrolytes avec ceux de la solution.

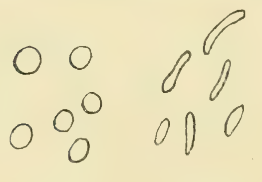


Fig. 8. Fig. 9.

Hamburger assure que la forme des globules des mammifères s'altère dans tout autre liquide que le sérum, même dans la lymphe; le grand diamètre diminue, le petit augmente et les disques concaves tendent vers la forme sphérique.

Dastre, Canus, Glay, Grosjean, etc., ont signalé la différence d'action d'une substance, qui cependant est d'origine organique, de la peptone, sur la coagulation du sang *in vitro* et *in vivo*. Le contact dans un cas amène aussitôt la coagulation, et il est à remarquer que c'est pour le contact *in vivo*, c'est-à-dire dans le cas où le sang est plus susceptible d'être influencé, que cette coagulation, qui est une première manifestation de l'altération des liquides organiques, apparaît en premier lieu.

Les globules rouges ronds et réguliers ne prennent cette forme (fig. 8) qu'au moment où le sang est extrait des vaisseaux. Observés dans le corps humain ils sont tout différents; composés de protoplasma mou, ils sont allongés dans le sens du courant (fig. 9). Grâce à l'élasticité de leur plasma, ils s'étirent pour traverser les orifices, et prennent les formes les plus variables (Rollet) pour redevenir arrondis dès qu'ils sont libres, et que leur substance gélatineuse s'est durcie et coagulée. Comme les globules rouges ont un diamètre plus petit de près de la moitié de celui des globules blancs, que d'un autre côté ils sont élastiques, ce sont eux et non les leucocytes que l'on devrait trouver dans la sérosité. Ce

sont ces éléments qui devraient, d'après la théorie de la diapédèse, s'introduire entre les épithéliums, car leur consistance semi-liquide leur permet de mieux s'allonger et de s'introduire entre les fissures.

On a beaucoup insisté sur les mouvements amiboïdes des leucocytes.

Mais ces mouvements ne se font que lentement, car ils ont lieu avec une substance visqueuse, glutineuse, et pour ainsi dire baveuse.

Ils sont bien moins énergiques, dans tous les cas, que ceux des globules rouges, qui, grâce à leur élasticité, se laissent comprimer, s'étirent et prennent différents aspects. C'est d'eux et non des globules blancs que l'on peut, à la grande rigueur, parler « de traumatismes exercés par les cellules installées dans leurs retranchements et vigoureusement poussées dans la lutte ». (Letulle, *loc. cit.*, p. 116.)

Nos figures indiquent les formes diverses que prennent les globules rouges dans une préparation *in vivo*.

Cette figure est toute différente de celle qui est donnée comme classique. Nous ne l'avons vue d'ailleurs que dans le petit manuel de Marcel Labbé. Cet auteur fait en même temps observer avec raison qu'il ne faut pas prendre à la lettre ce que dit l'histologie, de la forme des cellules; « ses enseignements ne s'appliquent qu'à des cadavres de cellules et non à des éléments vivants ». Vraiment, il faut que la théorie de la diapédèse soit bien hypnotisante, pour qu'après avoir écrit cela, M. Marcel Labbé, dans les pages suivantes, ne soit pas tenté de la combattre.

Aussi, nous croyons avoir le droit de considérer comme entachées d'erreur toutes les observations faites sur des éléments qui ne sont plus dans les conditions normales; celles surtout qui amènent une coagulation, si minime soit-elle. La coagulation des substances albuminoïdes est le commencement de l'altération des colloïdes.

Dans tous les cas, le sang subit *in vitro* des changements si profonds, qu'on peut se demander si les phénomènes de destruction des microbes que l'on constate dans ces conditions sont réellement pareils à ceux qui se produisent dans l'organisme.

V

Inflammation. — Diapédèse.

Quand j'étais étudiant, il y a de cela bien longtemps, on nous enseignait que l'*inflammation* est caractérisée histologiquement par une hypertrophie des cellules fibro-plastiques et leur transformation en leucocytes. Cet enseignement était officiel.

Quelques années plus tard, ces mêmes personnes, qui paraissaient si convaincues de cette théorie, ont affirmé qu'elle était erronée, et l'ont remplacée par la théorie de la *diapédèse*, c'est-à-dire par la sortie des vaisseaux, des globules blancs. Donc, ils n'avaient jamais vu la prolifération des cellules fibro-plastiques; ils l'enseignaient néanmoins comme réelle. Je crains bien qu'il en soit de même pour les phénomènes de la diapédèse, qu'une foule de savants disent être vraie, sans l'avoir constatée. Tout cela pour ne pas paraître être partisan de la génération spontanée et lui opposer une autre théorie, si invraisemblable qu'elle soit.

Sans être partisan de la théorie de la génération spontanée, comme nous l'avons déjà dit dans le chapitre précédent, *il y a des faits indéniables de formation cellulaire, dans un liquide amorphe, interposé aux éléments préexistants.*

Or, qu'y a-t-il de plus démonstratif, sous ce rapport, que la sérosité qui apparaît dans les premiers moments de l'inflammation? Ce n'est pas du sérum, puisqu'il contient de la fibrine, ce n'est pas non plus de la lymphe; on est donc obligé d'admettre que c'est une sorte de plasma, qui transsude des vaisseaux. Or, cette substance contient dès sa formation des granulations, des microzymas, qui vont se transformer en cellules blanches. Les expériences, les faits cliniques, tout le prouve : comme le dit Claude Bernard, *c'est une des manifestations biologiques de l'organisme.*

Expériences personnelles démontrant la genèse des leucocytes. — Nous renfermons de la sérosité transparente de vésicatoire, ou *celle qui se forme*, sous une ventouse qu'on laisse quelque temps sur la peau, dans une membrane en baudruche et nous introduisons le tout sous la peau d'animaux à sang chaud. En renfermant la

sérosité dans cette membrane, nous la mettons à l'abri de tout contact direct avec les tissus. En employant de la baudruche, nous avons l'avantage d'utiliser une membrane à la fois endosmotique et suffisamment résistante.

Au bout de douze heures, le liquide a perdu de sa transparence et renferme déjà des petites cellules à l'état naissant; au bout de quarante-huit heures, le liquide est trouble et renferme un grand nombre de cellules, qui ont tous les aspects des leucocytes. Les mêmes expériences, nous les avons répétées non seulement une fois, mais plus de cinquante fois, et chaque fois nous avons trouvé des cellules blanches dans les liquides renfermés dans nos petits sacs en baudruche. D'où viennent ces cellules? J'accepte qu'il en soit resté dans la sérosité, quoique nous ayons bien soin de filtrer; mais il n'est pas possible qu'elles soient les mêmes que l'on y découvre le surlendemain. Les petits sacs en baudruche renferment alors une quantité tellement considérable de cellules blanches que l'on dirait un abcès chaud.

Si, au lieu de baudruche, on prend une portion de péritoine frais dont on râcle la surface, afin d'enlever les cellules apparentes, et qu'on y introduise de la sérosité de vésicatoire, on y trouve, dans les conditions mentionnées, des leucocytes, en germes, déjà au bout de fort peu d'heures, alors qu'il n'y en a pas encore dans la sérosité renfermée dans de la baudruche très fine. Quoique l'enveloppe formée par le péritoine soit plus épaisse que celle formée par la baudruche, les leucocytes n'apparaissent que plus tard dans la sérosité renfermée dans cette dernière membrane. Cela tient à ce que la portion de péritoine frais est une membrane vivante, infiltrée de liquide, qui jouissait, dans l'animal dont elle a été extraite, des propriétés d'endosmose et d'exosmose, et pour laquelle, par conséquent, ces mêmes phénomènes existent déjà.

Expériences avec les vessies natatoires.

Lortet, qui se sert de vessies natatoires, a également fait observer qu'il a pris les plus grandes précautions pour que les vessies employées fussent parfaitement closes.

D'ailleurs, l'expérience suivante, due à Lortet, prouve bien que

les membranes qu'il emploie ne sont pas perméables. Il retourne une vessie natatoire de façon que la face interne devienne externe; il la remplit de pus et il l'attache solidement à une des extrémités d'un tube en U, dans la grande branche duquel on verse lentement du mercure. Avec cet appareil on peut constater que même sous une pression de dix-neuf centimètres de mercure, exercée pendant vingt-quatre heures de suite, il ne sort à travers la poche membraneuse pas un seul leucocyte. Avec des pressions plus élevées, les vessies se rompent, mais les globules purulents ne passent pas. Cela prouve dans tous les cas que les mouvements amiboïdes de ces cellules, même aidés d'une pression relativement forte, n'arrivent pas à traverser des membranes organiques.

Théorie de Cohnheim. — Cohnheim et son école ne semblent voir dans l'inflammation que l'accumulation diapédique des leucocytes.

En lisant la façon dégagée dont les auteurs parlent de ces faits et la manière qui leur paraît indiscutable dont ils racontent les pérégrinations de ces cellules à travers les tissus normaux, s'allongeant, perforant le protoplasma des cellules endothéliales et s'insinuant peu à peu, par l'orifice ainsi produit, jusqu'aux ennemis venant du dehors, on dirait assister à une vraie bataille.

Pour notre part, nous avouons n'avoir jamais pu contempler ce spectacle, et il est même assez difficile d'assister aux différents actes de la diapédèse.

Il est même impossible d'attribuer à la diapédèse la dilatation des vaisseaux et le ralentissement du courant sanguin, quoique dans l'hyperémie veineuse ces deux phénomènes existent, et cependant on n'observe nullement une émigration de leucocytes analogue à celle qui est caractéristique de l'inflammation.

Examen histologique des tissus enflammés.

Voici d'ailleurs ce qu'un examen attentif permet de constater. Après avoir étalé sous le microscope la région dont on veut étudier les phénomènes circulatoires, on voit les leucocytes progresser plus lentement que les hématies et, dans des capillaires où les globules passent un à un, on peut facilement se rendre compte du rapport des globules rouges aux globules blancs (ce rapport est en

général de quinze à vingt globules rouges pour un globule blanc).

Peu à peu, la circulation se ralentit beaucoup et au bout d'un certain temps apparaissent, mais sur la *limite externe du vaisseau*, des petits amas de globules qui ont l'aspect de leucocytes.

Ces globules ne peuvent être confondus avec les autres cellules du corps humain, car ils ont une apparence différente et même une situation autre. Ils sont manifestement *en dehors* du vaisseau et non inclus *dans* celui-ci; ils sont sur la partie externe, comme greffés en un point quelconque, du parcours de l'artériole, et ils augmentent à chaque instant tellement qu'ils ne peuvent plus être comptés : leur nombre dépasse, dans tous les cas, celui qui existait primitivement. Quelques heures après le début de l'arrêt de la circulation, les capillaires sont déjà entourés d'un mamelon de leucocytes (Chantemesse).

Robin a vu des globules blancs se former d'emblée dans les tissus, et ce qui prouve bien que ces globules ne peuvent sortir des vaisseaux, c'est qu'ils *ne touchent même pas la paroi externe des capillaires*.

Metchnikoff lui-même reconnaît dans les exsudats inflammatoires la richesse des globules blancs et il ajoute, ce qui est assez étonnant pour un auteur tel que lui, qui fait tout consister dans le rôle des globules : « L'exsudation est un phénomène plus primitif, plus ancien et qui précède l'arrêt des globules. » Cet arrêt serait cependant nécessaire pour aider les phénomènes de la diapédèse.

Tous les auteurs d'ailleurs sont d'accord sur ce point, que dans l'inflammation la circulation est arrêtée. Mais si cela est, comment peut-elle amener, dans les régions enflammées, un si grand nombre de leucocytes? comment admettre que ces cellules peuvent se montrer en masse, précisément dans ces régions, où tout accès leur est interdit?

Il y a donc autre chose, et ce qui le prouve, c'est que la composition des plasmas, même de la paroi qui les renferme, a une grande importance. En effet, si l'on emploie, pour membrane, une baudruche qui a déjà servi, c'est-à-dire dont le feutrage est imprégné de sucs nutritifs, la présence des cellules apparaît quelques heures plus tôt.

Importance de la coagulation. — D'un autre côté la composition des plasmas joue un rôle des plus importants.

La fibrine ou mieux, pour ne rien préjuger de la composition chimique (car il y a plusieurs fibrines, selon la provenance), la *substance fibrinogène* est toujours accompagnée de la genèse de leucocytes.

Les cliniciens ont vu que, dans les maladies franchement inflammatoires comme la pneumonie, le rhumatisme articulaire aigu, etc., la fibrine augmentait.

Mais il y a en même temps augmentation des globules blancs. Le chiffre de ceux-ci s'élève de 6000 à 15000 (Potain).

En dehors de ces faits, il y a des observations physiologiques qui démontrent que ce sont les organes dont le sang est le plus coagulable qui renferme le plus de leucocytes (sang de la veine porte).

Le sang recueilli pendant la digestion est celui qui est le plus riche en fibrinogène.

Richet et Lassablière ont vu la leucocytose apparaître seulement lorsque la viande contient des albumines solubles, jamais avec des albumines coagulées.

Si l'on met dans les petits sacs en baudruche de la sérosité qui s'est coagulée, jamais il ne s'y forme de leucocyte.

Ni au bout de trente-six heures, ni au bout de quarante-huit heures, si l'on examine ce liquide au microscope, on n'y découvre le moindre leucocyte. Le liquide est trouble, mais il est troublé par la présence de granulations et de vibrions.

On voit donc que la coagulation empêche la genèse des leucocytes.

Mais ces expériences démontrent également, combien la coagulation est le premier terme des altérations moléculaires des substances fibrinogènes. C'est un phénomène *consécutif à la cessation ou tout au moins au ralentissement du mouvement brownien.* On sait que ce mouvement, essentiellement moléculaire, est modifié par la coagulation des plasmas.

Les globulins, c'est-à-dire de petites granulations empruntées à la masse amorphe, deviennent beaucoup plus nombreux, dans le temps qui accompagne la coagulation. Il en est de même des pla-

quettes de sang (Louis Le Sourd et Ph. Pugniez). La coagulation ne dépend donc nullement de principes immédiats, ni de ferments renfermés dans l'intérieur des leucocytes, mais bien de simples modifications atomiques; celles-ci peuvent même être de simples orientations moléculaires (vaccins, anti-corps, etc.).

Expériences confirmant l'importance de la coagulation. — Nous venons de montrer que la coagulation empêche la genèse des leucocytes. Cela ne tient nullement, comme on pourrait le croire, à ce que la coagulation emprisonne les leucocytes qui se sont formés dans la sérosité, et empêche les phénomènes d'endosmose et d'exosmose, car une sérosité coagulée à laquelle on ajoute des cellules provenant d'autres plaies, ne renferme que les quelques leucocytes que l'on vient d'ajouter, tandis que, dans le cas de non-coagulation, on trouve toujours des milliers de leucocytes.

Donc, la coagulation empêche très nettement la formation des cellules blanches.

Au lieu de membranes endosmotiques, on peut employer des sacs de collodion. Isconesco et Metza ont démontré que des sacs de collodion renfermant des solutions salines présentent des phénomènes d'osmose. Noël Fiessenger et Pierre-Louis Marie ont relaté (Société de biologie) des expériences faites avec des tubes de collodion remplis d'albumine; mais il y a une différence très grande quand l'albumine est liquide et quand elle est coagulée. Dans ce dernier cas, il faut beaucoup plus de temps, tandis que lorsque l'albumine est encore à l'état liquide on trouve déjà au bout de vingt-quatre heures une grande abondance de cellules blanches. C'est sous une autre forme notre expérience avec les membranes en baudruche ou avec du péritoine, le collodion remplaçant celles-ci comme corps isolants.

Autres expériences. — Chantemesse et Podryssolsky ont reconnu que les influences nerveuses sont impuissantes à provoquer une leucocytose.

D'après Chantemesse et Podryssolsky, d'ailleurs, la diapédèse des globules par simple trouble vaso-moteur est obscure.

Hayem dit que, dans les premiers jours de la fièvre typhoïde, le nombre des leucocytes subit une augmentation, et cela selon la

situation périphérique ou profonde du vaisseau dont on examine le sang.

Dans l'érysipèle, le fait qui attire principalement l'attention, c'est l'excessive proportion des leucocytes, qui, d'ailleurs, varient d'un animal à l'autre et chez un même animal selon la rapidité du courant sanguin.

Dans les bulles de l'eczéma, dans celles de la variole et dans toutes les maladies où le système lymphatique est atteint, le ralentissement de la circulation a une action prépondérante sur la formation des globules blancs.

C'est une sorte de genèse intra-vasculaire des cellules blanches, c'est-à-dire des cellules les plus faciles à procréer.

Retterer et Lelièvre ont vu, dans leurs recherches sur les *Phénomènes régressifs dans le vagin du cobaye* (Société de biologie, 1910), que, malgré le développement et la dilatation des vaisseaux sanguins, les leucocytes, avant le part, sont rares aussi bien dans le derme que dans le revêtement épithélial du vagin.

Par contre, — après le part, — les tissus du derme et de l'épithélium sont littéralement semés d'éléments ayant toutes les apparences de leucocytes. Quelle est la source de ces cellules?

« La première idée, disent ces physiologistes, est de songer à leur origine vasculaire. Cependant les faits ne parlent pas en faveur de cette hypothèse. Tout en attribuant aux leucocytes des mouvements amiboïdes très énergiques, il ne paraît guère probable que, dans le *court espace de temps* que dure la parturition, ces éléments soient capables de sortir des vaisseaux, de s'infiltrer dans le derme, puis dans les cellules épithéliales, et de dévorer le noyau de ces dernières pour se mettre en leur lieu et place. »

Ainsi, *avant* le part, les leucocytes sont rares dans le derme. *Après*, les leucocytes abondent dans le derme et le revêtement épithélial. La migration leucocytaire ne saurait expliquer cette production de leucocytes et par l'observation directe on se convainc qu'elle est locale.

Retterer (*Réaction du ganglion lymphatique à la suite d'irritations cutanées*), ayant irrité les muqueuses, a vu le tissu même du ganglion être profondément modifié. Mais nulle part il n'a vu les

leucocytes arriver dans les points d'irritation, par des vaisseaux soit sanguins, soit lymphatiques.

Après une injection irritante de la mamelle, les Drs Gaudin et Surmont ont vu la glande se tuméfier et, en examinant le tissu, ils ont constaté que les canaux galactophores étaient, selon leur propre expression, *bourrés de leucocytes*, et cependant la glande ne renferme que de rares vaisseaux. Donc pas de diapédèse.

Gamaleia a reconnu que le bacille charbonneux, inoculé au mouton vacciné, provoque l'œdème *sans diapédèse*. Charrin a vu l'eau salée de 5 à 10 p. 100 et le bacille pyocyanique avoir la même action sur les globules blancs, c'est-à-dire ne posséder sur eux aucune influence inhibitrice.

Dans leurs recherches sur les inflammations produites par la fulguration du foie, Bergonié et Tribondeau (*Revue biologique de Bordeaux*) ont constaté un énorme afflux leucocytaire. Les globules blancs *encombrent* littéralement les vaisseaux et les espaces intralobulaires. Ces physiologistes, *comme toujours actuellement*, attribuent la présence de ces leucocytes à leur migration. Faut-il cependant que la théorie de la diapédèse hante tous les esprits, pour ne pas voir que la présence de ces cellules tient uniquement à ce que le foie, de tous les organes, est celui dont l'inflammation est le plus apte à la leucocytose.

Expériences sur des tissus invasculaires. — Inflammation de la cornée. — La cornée est le type des tissus invasculaires, c'est le champ clos sur lequel les différentes écoles se sont livré bataille. On conçoit, en effet, que si son inflammation présente des leucocytes, ceux-ci *a priori* ne peuvent pas venir des vaisseaux sanguins, puisque ceux-ci n'existent pas.

Mais cette objection n'embarrasse pas Cohnheim, car, d'après lui, les leucocytes qui sont remarquables par leur progression entre les interstices laminaires, proviendraient précisément des infiltrations de ce genre. Ils sont de plus colorés par l'expérience instituée par Cohnheim et que ses disciples ont appelé la signature colorée de l'origine vasculaire des cellules blanches. Cette expérience consiste à injecter, dans les vaisseaux, des particules de matière colorante insoluble et finement pulvérisée. Mais il faut noter que cette

injection se fait dans la grande circulation et que ce n'est que longtemps après cette injection que les leucocytes présentent cette coloration caractéristique. Ils ont eu largement le temps de faire cette absorption.

La dilatation des vaisseaux, qui détermine la rougeur de la cornée au point enflammé, précède l'infiltration séreuse, et c'est dans celle-ci que naissent les cellules blanches, bien avant la pénétration dans la cornée des leucocytes à travers les lamelles de celle-ci.

Boltcher a, d'ailleurs, démontré qu'avec des petits foyers inflammatoires *circonscrits au centre de la cornée*, on pouvait produire de nombreux leucocytes.

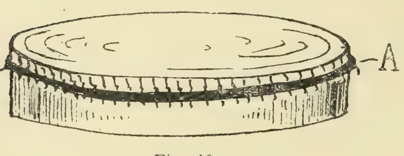


Fig. 10.

Cohnheim oublie, de plus, la rapidité avec laquelle les tissus de la cornée absorbent les diverses substances que l'on injecte dans le système veineux. Il n'est même pas nécessaire de faire cette injection, car tout le monde connaît la rapidité avec laquelle l'atropine, introduite dans le sac conjonctival, provoque l'élargissement de la pupille.

Expériences personnelles avec des cornées. — Nous avons fait les expériences suivantes, qui nous permettent d'affirmer que les leucocytes que l'on trouve dans les cornées enflammées, se forment directement aux dépens des Mycrosymas.

Dans une cupule métallique (fig. 10) recouverte d'une membrane endosmotique (baudruche ou papier à dialyse), si l'on met une cornée fraîche on trouve, le surlendemain, la cornée farcie de cellules blanches.

Pour que les leucocytes ne pénètrent pas de l'extérieur dans l'intérieur de la cupule, nous avons disposé les cupules métalliques de la façon suivante. Elles sont en métal ou en caoutchouc durci, dans deux tiers de leur surface. La surface qui est vis-à-vis de celle qui est la plus large est recouverte par la membrane et maintenue rigide par un anneau métallique (A), qui entre à frottement.

La cornée, qui dans presque toutes nos expériences était une cornée de mouton, est retirée farcie de cellules blanches, au milieu de stries élastiques et de grandes cellules épithéliales.

Discussion de cette expérience. — Il n'y avait pas de leucocytes *avant*; il y en a *après*. Or, *avant*, nous avions un tissu transparent, sans vaisseaux sanguins, par conséquent sans globules blancs pouvant être diapédisés; — *après*, nous constatons dans ce même tissu toute une affluence d'éléments cellulaires. — Donc, ces éléments sont nés pendant l'intervalle qui sépare ces deux moments : avant et après. Ils ont pris naissance dans ce laps de temps où la cornée ne renferme ni globules rouges, ni globules blancs, et cela sans qu'on puisse invoquer ni la diapédèse, ni la prolifération des cellules fixes. Il n'y a pas moyen de sortir de ce dilemme et force est d'admettre notre conclusion, qui est celle-ci : *Les éléments anatomiques naissent dans un liquide organique, mais vivant et bien vivant, puisqu'il jouit des propriétés endosmotiques.*

Phagocytose.

Voici comment Metchnikoff expose la découverte de la phagocytose : « Je n'ai jamais fait d'études médicales; mais, quelque temps avant mon départ pour Messine, j'ai entendu la lecture du *Traité de Pathologie générale* de Cohnheim, et j'ai été frappé par son exposé des faits et sa théorie de l'inflammation. Les premiers, surtout la description de la diapédèse des globules blancs à travers la paroi vasculaire, me parurent d'un intérêt tout à fait capital. On sait que dans l'atrophie des organes larvaires des Synaptes, le rôle essentiel est accompli par les cellules amiboïdes du mésoderme qui s'entassent et se réunissent en amas; *peut-être*, dans les exsudats inflammatoires, la *richesse en globules blancs* signifie-t-elle qu'ils ont à remplir une fonction très importante. »

« Cette réflexion me suggéra l'expérience suivante : produire des blessures et introduire des échardes sous la peau d'animaux marins des plus transparents : si ma supposition est fondée, je verrai se produire à l'endroit lésé une accumulation de cellules amiboïdes. J'ai choisi des Bipinnaires, ces grosses larves d'étoiles de mer, si fréquentes à Messine, et j'ai implanté dans leur corps des épines de rosiers. Au bout de peu de temps, ces échardes se sont trouvées entourées d'une masse de cellules amiboïdes, tout à fait comme

dans l'exsudat de l'homme, à la suite de l'introduction d'une épine ou d'un autre corps étranger.

« Je savais bien que les pathologistes considéraient que l'inflammation est la conséquence de la pénétration des microbes. De là *s'imposait cette conclusion* : *que la diapédèse et l'accumulation de globules blancs dans les maladies inflammatoires devaient être considérées comme des moyens de défense de l'organisme* contre les microbes, et que les leucocytes servaient dans cette lutte pour dévorer et détruire les parasites. »

Nous avons donné dans ces quelques lignes tout l'historique de la phagocytose, et en même temps la manière de procéder et de raisonner de Metchnikoff. Un fait observé chez les animaux inférieurs, il l'étend à tous les organismes, même à ceux qui présentent d'autres conditions biologiques; il affirme qu'il en est ainsi, et tous les médecins acceptent ses conclusions sans contrôle. Je dis sans contrôle, et je ne crois pas exagérer en disant que les médecins qui ont cherché à observer ce phénomène, seront bien moins affirmatifs sur sa fréquence et même sa rapidité.

Conclure des animaux inférieurs, les Myxomycètes, composés de masses protoplasmiques informes, intermédiaires entre les animaux et les végétaux inférieurs, aux phénomènes qui caractérisent les animaux supérieurs, où la distinction entre les actes vitaux se spécialisent, c'est évidemment un grand contresens biologique. La circulation, même chez la grenouille, se fait dans des tubes fermés, et c'est à peine si l'on peut observer par instants une stagnation des leucocytes dans les capillaires. Quant aux leucocytes que l'on trouve autour des capillaires, nous avons montré dans le chapitre précédent qu'ils se forment sur place.

Cela est évident pour plusieurs raisons, dont les plus importantes sont la présence d'un nombre immense de cellules blanches, l'absence d'ouvertures dans les parois capillaires; car, d'après la quantité de cellules qui sont censées avoir diapédisées, cette paroi devrait être un vrai tamis, laissant passer la masse liquide avant les éléments figurés.

Cohnheim lui-même avoue qu'il n'a pu déterminer la lésion vasculaire sur laquelle il fonde sa théorie, car l'examen microsco-

pique des parois vasculaires ne permet pas de constater de lésions histologiques.

Notons que cette paroi a dû être traversée au moins deux fois, car il y a encore la *diapédèse inverse*, celle qui fait revenir le leucocyte du tissu conjonctif dans les petits vaisseaux lymphatiques ou qui les fait émigrer dans les vaisseaux sanguins, en sens inverse. — Comment expliquer, de plus, la présence des leucocytes *dans le sang de l'embryon*? car les partisans de la diapédèse eux-mêmes avouent que cette soi-disant pénétration se fait par un *mécanisme non connu.*

Ce mécanisme est très simple, si l'on veut bien admettre la formation des leucocytes aux dépens des microzymas du sang.

— Il y a surtout les observations histologiques, qui montrent que dans les tissus où il n'existe pas ou peu de capillaires sanguins, l'inflammation y détermine des amas énormes de leucocytes. Il y a encore nos sachets où se forment des leucocytes, sans compter les sacs de collodion, d'autres expérimentateurs, etc. Que de faits bien observés et reconnus exacts, pour démontrer l'erreur de la théorie sous laquelle il n'y a pas et il ne peut y avoir de phagocytose humaine.

On dirait vraiment que tous les actes vitaux consistent à se défendre contre les microbes et que ceux-ci nous menacent partout et en tout.

Il y a autre chose dans les phénomènes vitaux que cette lutte incessante contre la maladie, il y a l'*état de santé*, qui est caractérisé par une adaptation de tous les organes à leur fonction normale.

Or je ne sache pas qu'il y ait un seul organe dont la fonction consiste spécialement à englober et à digérer le microbe qui, en somme, *n'est qu'un accident*!

La lutte entre leucocytes et parasites, lutte aussi puérile qu'ingénieuse que l'on peut voir au microscope et même au cinématographe, n'est qu'un spectacle curieux et intéressant.

Il faut le dire bien haut, et malgré toutes les théories, la célèbre expérience de Comandon et Levaditi, où l'on voit au cinématographe les leucocytes entrer en lutte avec des trypanosomes ou

microbes de la maladie du sommeil, est très intéressante. Mais il faut remarquer que les trypanosomes serpentent librement dans la masse sanguine, qu'ils touchent les leucocytes, les déplacent, et que ce n'est qu'après l'intervention d'un sérum spécifique qu'ils ont été immobilisés et finalement englobés par des leucocytes. Or rien de semblable n'a lieu normalement dans les inflammations, il n'y a pas eu d'injection de sérum spécifique, par conséquent nos microscopiques défenseurs ne livrent pas de combats acharnés contre les ennemis venus du dehors. D'ailleurs ces microbes sont loin d'être de vrais microbes : le trypanosome est un infusoire. Il en est de même de l'hématozoaire de Laveran, ou parasite du paludisme, ainsi que de tous les autres parasites qui prolifèrent dans l'organisme.

Mais la question est tout autre. Il s'agit de savoir si le globule blanc *est une cellule d'élection et de combat*, ou si c'est une simple cellule, dont les propriétés sont analogues aux autres cellules du corps.

La défense de l'organisme, attribuée à des éléments cellulaires, est d'ailleurs une idée métaphysique; il n'y a pas à proprement parler de défense réelle, il y a des réactions vitales pouvant amener une série de phénomènes dont quelques-uns servent à la reconstitution des tissus.

Ce qui caractérise les fonctions des éléments cellulaires, chez les animaux supérieurs, c'est la division du travail physiologique. Chaque élément se *spécialise* dans sa fonction et dans ses attributions, et jamais on ne verra un travail cellulaire être effectué par un élément autre que celui qui lui est destiné dès sa naissance; c'est le triomphe de la spécialité.

On est même allé jusqu'à attribuer aux corps inorganiques des procédés de défense; les moyens par lesquels une barre de fer résiste à l'étirement ont été assimilés à des *procédés de défense.* Ce sont là, évidemment, des expressions imagées, mais il faut éviter de les employer, car elles restent et faussent les idées. Bouasse, déjà, s'est élevé contre l'inconvénient de l'emploi de ces termes dans le langage scientifique.

Il en est de même en médecine, et nous constatons avec regret

que la pathologie consiste *aujourd'hui* à montrer la lutte, même une lutte sournoise, des leucocytes contre les microbes.

Leur rôle tient du roman ; on dirait le roman des *Trois Mousquetaires*. On représente les cellules montant la garde, surveillant les microbes pour les saisir au passage, faisant la police, se rendant en foule où il y a du danger, enlevant les cadavres, parcourant en tous sens le tube intestinal, exécutant une sorte de pérégrination vers les cavités peuplées de microbes, sortant des vaisseaux, y rentrant, allant inspecter les cavités séreuses et demandant à l'organisme de fabriquer un excès de globules blancs pour subvenir à toutes ces nécessités biologiques.

Il y a plus. L'imagination aidant, on a supposé chez cette cellule non seulement de la continuité, mais un instinct divinatoire et des sens analogues aux sens proprement dits, d'olfaction et de perception tactile, qui leur permettent de choisir les corps qui leur conviennent le mieux. « Pour des raisons multiples *encore obscures*, des cellules blanches choisissent ou refusent, par une sélection bien curieuse tel ou tel micro-organisme actif et bien vivant. »

Un peu plus, on aurait attribué au globule blanc une sorte d'intelligence, celle qui est nécessaire pour choisir tel ou tel organe et, pendant une période de son existence intra-organique, il semble jouir, lui cellule isolée, sans aucune attache avec les autres tissus, d'un instinct qui lui permet d'englober l'ennemi du dehors, de le dévorer, sans pour cela en pâtir, et tout cela parce qu'on a supposé que c'est une fonction.

Nous ne voulons nullement parler, ici, de la digestion chez les organismes inférieurs ; ceux-ci, en effet, sont composés de substance gélatineuse ; ils prennent, comme forme, celle que leur donne la pesanteur ou que leur impriment les objets voisins.

La digestion intracellulaire chez ces animaux est évidente et forcée ; mais il n'en est pas de même chez les animaux d'un ordre plus élevé. Ici, le système digestif est indépendant et ses procédés sont plus compliqués. L'anatomie comparée, de même que la physiologie comparée, nous apprennent qu'à mesure qu'on s'élève dans l'échelle des êtres, les éléments anatomiques deviennent plus nombreux et qu'ils se *spécialisent*. Tandis que les méduses présen-

tent une masse protoplasmique qui se laisse pénétrer par les corps étrangers, on trouve, chez les animaux supérieurs, une séparation des divers organes, séparation à la fois fonctionnelle et anatomique.

Dans tous les cas, cette étude, si courte qu'elle soit, nous permet d'affirmer l'importance de la *molécule vivante* et de ses diverses propriétés, dont la plus importante est celle sur laquelle les physiciens mêmes n'ont guère insisté, celle qui donne lieu à des courants appelés par A. Becquerel électro-capillaires et que nous avons généralisés sous le nom de courants électro-atomiques.

Ce sont, d'ailleurs, ces courants électro-atomiques qui agissent sur tous les phénomènes vitaux, aussi bien sur les oxydations que sur les actes de transport. Ce sont eux qui extravasent les liquides dans les tissus, selon une direction bien nette; ce sont encore eux qui produisent l'*état colloïdal*. Celui-ci, si curieux, s'obtient en faisant éclater des étincelles entre les tiges du métal que l'on veut dissocier; mais, au bout d'un certain temps, le métal colloïde ne se forme plus, comme si le liquide en était saturé.

Les protoplasmas sont un mélange de substances colloïdales, mais ils perdent leurs propriétés dès qu'on les dépouille de la très petite proportion de matière métallique qu'ils contiennent, sous une forme qu'on suppose voisine de l'état colloïde. Celui-ci joue par conséquent un rôle important dans les actes physiologiques et même thérapeutiques (Albert Robin), et cela à des doses infinitésimales. Il suffit, par exemple, d'*un dix-millionième de milligramme* par litre d'un sel de vanadium pour agir sur la fermentation lactique.

Suivant Berthelot, *un centième de millionième de milligramme* d'iodoforme peut être révélé par l'odorat. De tels chiffres, comme le fait remarquer le D[r] Gustave Le Bon, provoquent toujours une certaine défiance, mais celle-ci disparaît quand on constate par l'odorat l'émission de particules matérielles qui ne sont pas appréciables aux plus sensibles instruments de précision.

Quoi qu'il en soit, ces chiffres infiniment petits ne disent plus rien à l'esprit, et ils sont aussi difficiles à se représenter que les nombres infiniment grands. Tant il est vrai que, dans l'infini des mondes, la grandeur et la petitesse n'ont qu'une valeur relative.

Vitalité des éléments figurés
et amorphes de la lymphe et du sang

Par Éd. RETTERER

M. P. Diakonow[1] vient de publier un très important travail sur l'épithélium et le tissu lymphoïde.

Nous sommes heureux de voir que ses résultats essentiels concordent avec les nôtres. Il est cependant des points sur la signification desquels nous sommes d'avis différents. Il ne suffit pas d'établir les réalités ou les faits, il faut en tirer les conclusions et les interpréter de la façon la plus naturelle. Nous savons bien qu'ils finissent par parler eux-mêmes, mais encore faut-il qu'ils soient présentés sous un jour favorable. Voilà les raisons pour lesquelles nous revenons sur certains points afin de montrer que notre conception des éléments figurés et amorphes de la lymphe et du sang est, dans ses grandes lignes, en parfait accord avec la nature même des choses, relevée par l'analyse des phénomènes histogénétiques et cytologiques.

Les résultats auxquels je suis arrivé depuis de longues années sont les suivants : 1° les *leucocytes* (globules blancs en général) sont des cellules *tronquées* et *vieillies*, 2° les leucocytes qui constituent le groupe des *lymphocytes* se transforment *ultérieurement* en globules rouges ou *hématies*. C'est sur ces deux propositions que nous ne sommes pas encore à nous entendre, M. Diakonow et moi-même.

Ce travail comprendra ainsi les chapitres que voici :

1° Origine des leucocytes : *a*) dans les organes et les tissus

1. *Journal de l'anatomie*, 1912, p. 595.

d'origine épithéliale; *b*) dans les organes et les tissus mésodermiques ou conjonctifs;

2° Transformation du lymphocyte en hématie;

3° Origine de la portion vivante du plasma lymphatique et sanguin;

4° Conclusions.

I. — Origine du leucocyte.

A. *Dans les organes et les tissus d'origine épithéliale*[1]. — Les *follicules clos tégumentaires* qu'on observe dans le tube digestif des vertébrés supérieurs (amygdales, plaques de Peyer, etc.), dans la muqueuse glando-préputiale du chien débutent à l'état de bourgeons ou d'amas épithéliaux. Les cellules épithéliales se multiplient par karyokinèse et se transforment en un syncytium ou cytoplasma commun à nombreux noyaux. Peu à peu, certaines portions du protoplasma prennent l'apparence de vacuoles dont l'intérieur se fluidifie et se résorbe. A l'origine *plein*, le tissu se creuse ainsi d'espaces vides qui continuent à être cloisonnés par le reste des tractus cytoplasmiques qui n'ont pas subi la fonte. Plus tard, ces tractus protoplasmiques disparaissent à leur tour par le même processus de fluidification; d'où la formation de logettes ou d'alvéoles contenant les restes cellulaires, c'est-à-dire les cellules qui, après avoir perdu une partie de leur cytoplasma, sont devenues libres sous la forme de leucocytes. Les parois des logettes sont constituées par les cellules réunies encore entre elles en tissu.

Ces phénomènes évolutifs et ces transformations se passent non seulement dans les follicules clos, mais encore dans le revêtement épithélial de nombreuses muqueuses. Les éléments libres ou globules blancs qu'on y observe se produisent de la même façon aux dépens de certaines cellules épithéliales qui subissent une fonte partielle, tandis que les cellules épithéliales qui persistent les con-

1. Pour l'index bibliographique de nos travaux sur cette question, nous renvoyons à la page 388 du travail que j'ai publié avec M. Lelièvre : Structure et histogenèse des végétations adénoïdes, *Archives de médecine expérimentale*, juillet 1911.

tiennent dans des logettes décrites sous le nom de *thèques intra-épithéliales.*

L'observation directe permet d'établir ces faits sur les tissus aux stades successifs de leur évolution et il est inutile d'invoquer pour les expliquer la prétendue migration des leucocytes d'origine conjonctive ou vasculaire.

Ainsi, en se fluidifiant et en se résorbant par places, le protoplasma, d'abord plein, donne naissance à un tissu réticulé ou cloisonné par des restes ou trabécules protoplasmiques. Si ces derniers subissent eux-mêmes la fonte, il en résulte la formation de cellules libres ou leucocytes au sein du complexus cellulaire. D'abord isolées et clairsemées, les logettes remplies de leucocytes deviennent plus nombreuses, de sorte que le follicule ou le revêtement épithélial prend une structure et un aspect spongieux ou alvéolaire, bien différent de l'apparence solide ou pleine du tissu primitif.

L'hypertrophie et l'hyperplasie de la muqueuse du pharynx sont dues à un processus histogénétique de tous points identique. Les *végétations adénoïdes* qui en sont la conséquence débutent sous la forme de prolifération des cellules épithéliales qui déterminent la production de nouveaux cryptes amygdaliens. A ce phénomène initial qui porte sur l'épithélium succède la transformation de l'épithélium en tissu réticulé : comme dans le développement normal du tissu lymphoïde des membranes tégumentaires, les cellules épithéliales subissent une évolution les unes *progressive*, les autres *régressive* : les premières donnent naissance à un réseau cellulaire formant la trame du tissu réticulé; les secondes perdent par fonte une portion de leur corps cellulaire et deviennent libres (à l'état de leucocytes polynucléaires ou de lymphocytes).

B. *Dans les organes et tissus mésodermiques*[1]. — Les segments squelettiques des membres sont, à l'origine, réunis entre eux par un tissu conjonctif plein (*disque* ou *segment inter-articulaire* ou *inter-cartilagineux*). Ce disque est constitué par des cellules dont

1. Voir la bibliographie dans le travail que j'ai publié avec M. Lelièvre : Origine, valeur cellulaire, etc., des leucocytes, in *Journal de l'anatomie*, 1912, p. 35 et suivantes.

le cytoplasma commun ou syncytium montre un réticulum très colorable par l'hématoxyline (*réticulum chromophile*) et un protoplasma clair (*hyaloplasma*) comblant les mailles du réticulum. D'abord plein, ce tissu se fluidifie et disparaît pour donner naissance à la cavité articulaire. A cet effet, l'hyaloplasma augmente, devient plus mou et il y apparaît des vacuoles ou des mailles vides. A ce stade, le tissu figure une sorte de gaze constituée par un réseau chromophile. Aux points nodaux de ce réseau on trouve le noyau des cellules primitives. Plus tard, les filaments du réseau s'atrophient eux-mêmes et les restes cellulaires (noyau et portion périnucléaire du cytoplasma) deviennent libres sous la forme de globules blancs ou leucocytes. Ceux-ci, d'abord contenus dans la *fente articulaire* qui se développe de cette façon, se résorbent plus tard.

Les *bourses séreuses* ou *muqueuses*, les *cavités péri-tendineuses*, etc., ont une origine et une évolution identiques.

L'histoire des *ganglions lymphatiques* nous offre des phénomènes d'histogenèse analogues. L'ébauche du ganglion est un amas de *tissu conjonctif plein et réticulé*, comme celui des disques inter-articulaires : cytoplasma commun à nombreux noyaux et montrant un réticulum chromophile dont les mailles sont remplies d'hyaloplasma. Deux processus inverses, l'un d'édification, l'autre de fluidification marchent encore ici, de front et se poursuivent dans le ganglion dont ils changeront l'aspect et la configuration générale. En certains points (*centres clairs* ou *germinatifs*), une prolifération cellulaire des plus actives fournira constamment de nouvelles masses de protoplasma commun; à la périphérie de ces centres, le protoplasma se différencie en réticulum chromophile et en hyaloplasma. C'est ainsi que se produisent les formations connues sous le nom de *nodules* ou *follicules lymphatiques* constitués par du tissu réticulé plein.

A côté de ce processus de croissance et d'édification cellulaire, il se passe des phénomènes de destruction ou de fluidification identiques à ceux que nous avons décrits précédemment; c'est une véritable fonte ou transformation protoplasmique. En effet, dans l'intervalle des nodules lymphatiques et surtout sur la face qui correspond au hile de l'organe, l'hyaloplasma du tissu plein se

vacuolise et se résorbe. Il en résulte la formation d'espaces vides qui, pendant quelque temps restent cloisonnés par les filaments chromophiles des cellules formant la trame du tissu. On connaît ce processus sous le nom de *cavernisation*, processus qui se réduit, en somme, à la transformation du tissu, d'abord plein, en un tissu réticulé à mailles vides. Ensuite, les filaments chromophiles du réticulum se désagrégeant eux-mêmes par places, le noyau et le restant du corps cellulaire perdent toute connexion avec le complexus cellulaire : ils deviennent libres pour donner naissance à un globule blanc, réduit ici à un noyau entouré d'un mince liséré protoplasmique, c'est-à-dire à un *lymphocyte*.

Si l'on varie les conditions de nutrition de l'animal[1], un seul et même ganglion peut produire des lymphocytes ou des leucocytes à *gros corps cellulaire*, *des leucocytes à noyau tronqué*, *des polynucléaires*, etc.

Nous avons montré[2] qu'en ce qui concerne les ganglions lymphatiques, on commence à abandonner l'hypothèse ancienne, à savoir que la trame de cet organe est étrangère à la formation des lymphocytes et que ces derniers éléments représenteraient une espèce cellulaire distincte de celles qui constituent le tissu propre du ganglion. Mais si la cellule du réticulum ou la cellule endothéliale est capable de devenir lymphocyte, les auteurs sont muets sur le processus qui préside à la mise en liberté de la cellule réunie avec ses voisines en complexus cellulaire.

Downey et Weidenreich[3] confirment les résultats que j'ai obtenus en 1901 : ce sont les cellules (réunies en complexus et constituant le tissu du ganglion lymphatique) qui donnent naissance aux lymphocytes. En perdant une portion de leur corps cellulaire ces cellules du réticulum se transforment en lymphocytes ou éléments libres.

La même remarque s'applique aux faits signalés par Vincenzo Patella[4].

1. Saignées méthodiques, par exemple.
2. *Journal de l'anatomie*, 1912, p. 40.
3. *Arch. f. mik. Anat.*, t. LXXX, p. 306, 1912.
4. Nuovi argumenti per la genesi endoteliale dei mononucleati del sangue, *Il Tommassi*, VI, 265-276, 30 avril 1911.

Les mononucléaires du sang ne sont pour cet auteur autre chose que des cellules endothéliales entraînées par la circulation.

L'auteur insiste sur le contour polygonal et anguleux que présentent certains mononucléaires, sur l'enroulement de leurs bords au contact des hématies, sur la constatation de véritables lambeaux endothéliaux constitués par quatre ou cinq mononucléaires accolés. Les grands mononucléaires sont des cellules endothéliales à l'état cadavérique, détachées de l'intima des voies hémolymphatiques, parce que vieilles et altérées.

Tels sont les faits évolutifs qui m'ont porté à conclure : l'élément libre (leucocyte ou lymphocyte) n'est pas une cellule primitive; il dérive d'une cellule réunie aux cellules voisines de façon à constituer un complexus cellulaire ou un tissu. Le globule blanc est une cellule *tronquée* puisque, pour devenir libre, il est obligé de perdre, par fluidification, une portion de son cytoplasma.

D'autre part, nous savons que nombre de lymphocytes ou de leucocytes circulant dans le sang ou la lymphe présentent encore des images karyokinétiques. Ce fait montre que le noyau peut continuer à se diviser et à donner naissance à deux lymphocytes ou leucocytes. Cependant ceux-ci réprésentent des éléments vieux, au point de vue évolutif et édificateur, car jamais observateur ou expérimentateur n'a réussi à faire un organisme ou un tissu nouveau à l'aide des seuls globules blancs.

II. — Transformation du lymphocyte en hématie[1].

En posant une ligature sur le vaisseau efférent d'un ganglion lymphatique et en laissant vivre l'animal quelques heures ou quelques jours, on voit la lymphe s'accumuler dans le tronçon ligaturé et dans le ganglion lymphatique. Après l'extirpation du tronc lymphatique entre deux ligatures, on constate que les éléments figurés sont au *bout de quelques heures* des lymphocytes, et, *après vingt-quatre ou quarante-huit heures*, des hématies. Par l'examen microsco-

1. Voir l'index bibliographique dans notre communication : Retterer et Lelièvre. Procédé simple pour voir que le ganglion fabrique des hématies, *C. R. de la Société de Biologie,* 22 janvier 1910, p. 100 et 103.

pique, on se rend compte de la façon dont les lymphocytes se transforment en hématies grâce à la dégénérescence hémoglobique du noyau des lymphocytes.

Sans lier les vaisseaux lymphatiques sur l'animal vivant, sans changer les conditions locales ou générales de la circulation, il est facile de vérifier les résultats expérimentaux. Il suffit, comme nous l'avons montré (*loc. cit.*, 1910, p. 100) de comparer les ganglions axillaires d'un cobaye qui *vient de naître* à ceux d'un cobaye qu'on *a laissé vivre pendant un ou deux jours*. Chez le *premier*, les sinus du ganglion sont remplis d'hématies; chez le *second*, ils ne contiennent plus que de rares hématies. Chez le fœtus de cobaye, la circulation lymphatique et sanguine est peu active et les lymphocytes stagnent assez longtemps dans les tissus du ganglion pour s'y transformer en hématies. *Après la naissance*, il se produit une accélération énorme de la circulation lymphatique et sanguine, de sorte que les lymphocytes sont entraînés et versés dans le torrent sanguin avant de s'être transformés en hématies.

L'étude du tissu des ganglions confirme et explique ces faits : aussi bien sur le cobaye à la naissance que sur celui qui a vécu un ou deux jours, on voit, en effet, nombre de noyaux entourés d'un corps cellulaire réuni à celui des cellules voisines présenter la réaction, non de la substance nucléaire, mais de l'hémoglobine. Ces noyaux commencent à subir la transformation hémoglobique alors qu'ils sont encore en place et qu'ils occupent le centre des cellules qui constituent le tissu du ganglion.

De ces faits expérimentaux et histogénétiques, je conclus : *chez les mammifères adultes et bien portants*, l'hématie (sans noyau) *dérive d'un lymphocyte*, et, en particulier, de *la transformation hémoglobique du noyau du* lymphocyte.

III. — Origine de la portion vivante du plasma lymphatique et sanguin.

La lymphe est un liquide incolore, telle est la définition qu'en donnent les physiologistes et les histologistes[1]. Après avoir décrit

1. *Die Lymphe ist eine farblose Flüssigkeit* (Sthör, Szymonowicz).

les leucocytes qu'elle contient, on se borne à comparer sa partie fluide à une substance intercellulaire.

Ch. Robin est un des rares auteurs qui accordent la vitalité à la partie liquide de la lymphe.

« Le plasma de la lymphe, dit Ch. Robin[1], est doué de la vie; il se nourrit, il se compose et se décompose d'une manière continue et simultanée sans se détruire. C'est ce phénomène, joint aux actes analogues dont les leucocytes sont le siège qui constitue la vie de la lymphe. »

D'où lui vient cette vie? Nous savons que tous les phénomènes vitaux sont liés à une cellule; pas de vie sans cellule. Jamais on n'a vu apparaître la vie sans qu'il y ait une cellule préalable. Si la lymphe est douée de vie, c'est que la cellule vivante lui a transmis des principes encore vivants. La lymphe emprunte sa vie au protoplasma des cellules; son plasma est incapable de se régénérer par lui-même.

En recherchant l'origine de la lymphe ou du chyle, on élude ordinairement le fonds du problème. Les physiologistes, par exemple, ne font qu'invoquer des facteurs physico-chimiques (pression artérielle, tension osmotique, perméabilité des capillaires), en somme des causes mécaniques pour expliquer la formation du plasma lymphatique. Quant aux cellules des organes lymphoïdes, ils leur attribuent le rôle de modifier en quelque mesure la composition chimique de la lymphe qui les traverse. Toutes ces raisons (osmose, pression, etc.) sont insuffisantes pour nous rendre compte des propriétés *vitales* du plasma lymphatique même si l'on y ajoute les produits de désintégration moléculaire que les tissus déversent dans la lymphe.

En 1901, j'ai donné[2] l'historique complet de la question; j'ai montré que ni *la théorie mécanique de la filtration*, ni celle de *la sécrétion due au revêtement endothélial des capillaires sanguins* ne nous explique les propriétés de la lymphe. J'ai rappelé les expériences de Collard de Martigny (1828) montrant que les premiers jours qui suivent le jeûne sont marqués par l'augmentation de la

1. *Leçons sur les humeurs*, 2e édit., p. 297, 1874.
2. *Journal de l'anatomie*, 1901, p. 638 et suiv.

quantité de lymphe. Soumettant des lapins et des chiens à l'abstinence, j'ai confirmé[1] des résultats de Collard de Martigny et j'ai pu saisir, par l'examen microscopique, le processus de la formation du plasma, d'une part, celui des éléments figurés, de l'autre. Dans les ganglions lymphatiques, comme lors du développement des cavités des *bourses muqueuses* ou articulaires[2], la lymphe est due à l'activité cellulaire : le tissu conjonctif de ces divers organes est, à l'origine, *plein*; c'est dans le protoplasma plein qu'on voit apparaître des vacuoles pleines de liquide; en se fluidifiant de plus en plus, ces vacuoles se vident : de là la formation d'espaces, puis de cavités dans le tissu, et d'un liquide qui n'est que la lymphe.

En même temps, les restes cellulaires (noyau et portion périnucléaire) du tissu lymphoformateur deviennent libres et sont entraînés à l'état de globules blancs (lymphocytes ou autres variétés de leucocytes).

Dans notre dernier mémoire (*loc. cit.*, 1912, p. 217 et suiv.) nous avons montré par de nombreux exemples que l'augmentation de nombre des cellules lymphoïdes est due non pas uniquement à la division de celles qui circulent, mais surtout à l'activité de l'assimilation et de la désassimilation et à la mise en liberté des restes cellulaires. Les faits les plus démonstratifs sont fournis par le tube digestif; par l'examen des parois intestinales des animaux de la même espèce *à jeun* ou *en pleine digestion*, on a obtenu des résultats intéressants en ce qui concerne non seulement la trame, les éléments libres, mais encore l'origine du plasma chylifère et lymphatique.

Voici un résumé de ces expériences qui nous semblent comporter une interprétation analogue aux nôtres.

Hofmeister[3] a vu que le chorion et ses éléments lymphoïdes sont moins développés pendant le jeûne; que le nombre des mitoses s'y accroît pendant la digestion. Les cellules lymphoïdes (leucocytes) contribueraient à l'absorption et à l'assimilation des principes digérés; elles transformeraient même les peptones en subtances albuminoïdes.

1. Voir le détail de mes expériences in *Journal de l'anatomie*, 1901, p. 662, et *ibid.*, 1907, p. 87 et suiv.

2. *Journal de l'anatomie*, 1896, p. 269 et 272; *ibid.*, 1901, p. 495, et *ibid.*, 1912, p. 14 et 193.

3. *Archiv f. experim. Pathol. u. Pharmak.*, t. XXII, 1887.

Pohl (*Ibid.*, t. XXV, 1888) a compté pendant la digestion dans le sang des veines intestinales plus de leucocytes que dans celui des artères mésentériques.

Burian et Schur[1] ont confirmé les résultats précédents.

Erdély[2], après avoir soumis des rats, les uns au régime de la viande, les autres à celui des pommes de terre, d'autres encore à celui des lards, a étudié la muqueuse intestinale au microscope après fixation et coloration. Pendant le jeûne, l'appareil lymphoïde est pauvre en mitoses; celles-ci augmentent lors de la digestion. Les follicules clos de la muqueuse ne produisent que des lymphocytes; les cellules à cytoplasma granuleux donnent naissance aux leucocytes granuleux.

M. Brasch[3] a confirmé ces faits sur le lapin et le chien : en nourrissant ces animaux (après un jeûne préalable) d'acide nucléinique, de caséine, de sucre, d'huile d'olive, etc., il a vu se produire une hyperleucocytose. Ce sont surtout les lymphocytes qui prédominent. Chez le chien, la caséine amène l'augmentation des leucocytes polymorphes neutrophiles. L'injection dans le sang d'acide nucléinique et de peptones détermine chez le lapin, d'abord une hypoleucocytose, puis une hyperleucocytose.

Tels sont les faits concordants que des observateurs également scrupuleux ont vus dans des conditions et sur des animaux variables. Mais les faits ne suffisent pas à construire l'édifice de la science; il leur faut une interprétation rationnelle, en dehors de toute hypothèse. Sans synthèse, il n'y a point de science. Comment faut-il expliquer la diminution ou l'augmentation des lymphocytes ou des leucocytes? Pour les classiques, les lymphocytes ou les leucocytes sont des éléments spécifiques qui ont leur vie propre et n'ont aucune relation de parenté ou de genèse avec les cellules fixes qui constituent les organes. Ils infiltrent la trame de ces derniers et s'accumulent en plus ou moins grand nombre dans les organes lymphoïdes. Erdély (*loc. cit.*) arrive à distinguer dans l'intestin du rat *cinq* types de cellules lymphoïdes et chaque régime (albuminoïde, féculent ou gras) se caractérise par la prédominance d'un type de ces cellules; c'est là ce qu'il désigne sous le nom de

1. *Wiener klinis. Wochenschrift*, 10e année, 1887, n° 6.
2. Ueber die Beziehungen zwischen Bau und Funktion des lymphatischen Apparates des Darmes. *Zeitsch. f. Biol.*, t. XLVI, p. 119, 1905.
3. Studien zur Verdauungsleukocytose beim Kaninchen u. Hunde, *Zeitschrift f. experiment. u. Pathol. u. Therapie*, t. X, p. 381, 1912.

« théorie cellulaire de la formation de la lymphe ». Attirés par les matériaux à absorber, les lymphocytes et les leucocytes s'en emparent, les modifient et leur font subir une élaboration spéciale. Ensuite, les lymphocytes traversent l'épithélium de revêtement de l'intestin et tombent dans le canal digestif pour y mourir. En ce qui concerne les leucocytes granuleux, ils se détruisent dans le chorion lui-même et lui abandonnent leurs granulations spécifiques. Quant aux cellules fixes du chorion, Erdély les passe sous silence; les alternatives de formation (pendant l'absorption) ou de destruction (pendant le jeûne), que Erlédy désigne sous les noms de Werden et de Vergehen, porteraient uniquement sur les éléments libres (lymphocytes et leucocytes).

M. Brasch (*loc. cit.*, p. 406) admet une théorie analogue : si l'on injecte ou incorpore au sang des substances étrangères, l'organisme envoie au-devant de ces intrus des leucocytes et en particulier des neutrophiles[1].

Les leucocytes polymorphes, qui sont très riches en ferment protéolytique agissant comme la trypsine, sont très propres à la destruction des substances étrangères. Erdély et Brasch interprètent les faits d'une façon purement anthropomorphique, malgré l'étiquette de *théorie cellulaire* de l'absorption. Les leucocytes seraient des espèces cellulaires créées dans le but spécial de la conservation et de la défense des cellules fixes qui constituent les tissus et les organes. Ce qui prouve la réalité de mon interprétation, ce sont les termes mêmes dont se servent ces auteurs pour décrire et interpréter les faits d'observation. Calquées sur le tableau des batailles (entre êtres humains), ces descriptions font apparaître des combattants qui accourent et se mettent en ligne; les uns sont terrassés, les autres sortent vainqueurs de la lutte. A notre avis, les choses se passent plus simplement. C'est là ce que nous avons tenté[2] d'exposer, sans nous dissimuler la difficulté de substituer une interprétation rationnelle des faits à des théories qui ont et qui continuent à avoir une vogue étonnante. Ce qui plaide en valeur de

1. Ins Treffen schickt... schickt seine Leukocyten gegen die in sie ein gedrungenen artfremden Stoffe vor (Brasch, *loc. cit.*, p. 406).
2. Voir Retterer et Lelièvre, *Journal de l'anatomie*, 1912, p. 33 et 219.

notre conception, c'est qu'elle n'est que l'expression des faits d'observation directe et s'applique à l'ensemble des phénomènes évolutifs. Elle dispense d'accorder et d'invoquer des propriétés ou qualités spéciales aux cellules lymphoïdes, d'en faire des éléments providentiels destinés à sauver l'organisme. De plus notre interprétation nous rend compte de l'origine et de la vitalité de la portion liquide de la lymphe et du sang. En se détachant par fonte d'une portion protoplasmique et vivante d'une cellule, le globule blanc et le plasma sont doués l'un et l'autre de vie. Comme le protoplasma possède des propriétés vitales, qui varient selon l'organe et l'individu, le plasma et les éléments libres offrent autant de caractères et de qualités variables qu'il existe de tissus et d'individus. L'état antérieur des cellules fixes, déterminé par les conditions d'espèce et de milieu, transmet au plasma ainsi qu'aux éléments figurés de la lymphe et du sang des qualités particulières que décèle l'expérimentation physiologique.

L évolution protoplasmique d'un seul et même organe varie selon les conditions de milieu ou d'âge, selon la diversité et l'intensité des facteurs externes. Chez les Mammifères jeunes, par exemple, le protoplasma des cellules qui, par proliférations et transformations successives, ont donné naissance aux follicules clos de l'amygdale, subit une fonte partielle; d'où la mise en liberté des restes cellulaires (lymphocytes) et la formation de plasma lymphatique. *Avec les progrès de l'âge*, le protoplasma des mêmes cellules cesse de se fluidifier; il persiste et élabore des fibrilles conjonctives, de sorte que l'amygdale devient une *masse fibreuse* [1].

Par *l'expérimentation*, on arrive aux mêmes résultats : si, par l'irritation mécanique (décollements répétés du derme d'avec l'épiderme), on a déterminé la production de végétations épithéliales, il suffit de cesser toute atteinte opératoire et de bien nourrir l'animal pour constater la transformation des végétations épithéliales en masses *fibreuses* [2].

Le même processus s'observe dans certains *néoplasmes*. Les polypes *fibro-épithéliaux* des amygdales débutent sous la forme de

1. Voir Retterer, *Journal de l'anatomie*, 1888, p. 48, 71, 281, 293 et 328.
2. Voir Retterer, *C. R. de l'Assoc. des Anatom.*, 1904, p. 100.

bourgeons épithéliaux, comme les follicules clos de ces organes; mais au lieu de subir une fonte partielle, les cellules du tissu arrivé au stade réticulé persistent toutes entières et s'organisent en tissu *fibreux* ou se transforment en *lobules adipeux*[1].

IV. — Conclusions.

Les nombreux faits que nous avons étudiés sur divers organes comportent des conclusions identiques à celles que nous avons formulées, en 1901, sur les ganglions lymphatiques en particulier. La lymphe et le sang ne sont pas les substances vitales par excellence comme le pensaient les anciens ou n'auraient de vivant que leurs éléments figurés, comme le laissent entendre les modernes. La lymphe et le sang empruntent leur vitalité aux cellules des tissus dont ils dérivent. En se fluidifiant, le protoplasma des tissus et des organes donne naissance au plasma *vivant* auxquels se mêlent les principes absorbés par le tube digestif ou résultant de la désassimilation. Le noyau et les restes cellulaires qui sont mis en liberté lors de cette fluidification sont versés dans le liquide plasmatique ou sanguin. Parmi ces éléments libres, il y en a qui continuent à se multiplier, mais les générations cellulaires qui se forment ainsi sont incapables de reproduire un tissu ou un organe quelconque. Au point de vue de la puissance évolutive, ce sont donc des éléments *vieux*, et comparés aux cellules réunies en tissu, ce sont des cellules *tronquées*, puisque lors de leur mise en liberté elles ont perdu, par fluidification, une portion du corps cellulaire. Globules blancs et globules rouges continuent, dans la lymphe et le sang, leur évolution régressive et le même processus, c'est-à-dire la fluidification, qui a présidé à leur développement finit par les faire disparaître en *tant qu'éléments figurés*.

1. Voir Retterer et Lelièvre, *C. R. de la Soc. de Biolog.*, 21 déc. 1912.

Les Appareils ciliés et leurs dérivés[1]

Par A. PRENANT

Professeur à la Faculté de médecine de Paris.

Spermatozoïdes non flagellés. — Il n'est pas superflu de faire suivre cet exposé de la constitution des spermies flagellées d'un résumé de celle des spermies non flagellées. C'est qu'en effet ces deux grandes catégories, les *Nematospermia* et les *Sphærospermia* de Waldeyer, 1901, ne sont pas aussi éloignées l'une de l'autre que le ferait croire leur aspect si différent. L'étude de la spermiogénèse des spermies non flagellées a permis d'homologuer presque à coup sûr leurs différentes parties constitutives à celles des spermies flagellées. L'homologie ressort surtout des importantes recherches de Koltzoff, 1906, et de Spitschakoff, 1909, sur les Décapodes et de celles du beau travail de Romieu, 1911, sur l'Ascaris. Elle a paru si évidente à Marcus que, pour lui, les deux groupes de spermatozoïdes sphéroïdaux et flagellés constituent des groupes de valeur égale, dont le second est seulement plus répandu. Plus réservé, malgré les preuves qu'il apporte à l'appui de la comparaison, Romieu estime encore prématuré d'affirmer la parenté des deux catégories de spermatozoïdes.

Les spermatozoïdes non flagellés, ou *Sphærospermia*, se rencontrent dans divers groupes de la série animale, qu'ils caractérisent bien : les Décapodes, les Myriapodes Chilognathes, les Nématodes. Nous résumerons ici leur constitution.

Les spermies des Décapodes, décrites par P. Mayer, 1877, Grobben, 1878, 1906, Herrmann, 1883, 1890, Nussbaum, 1884, Gilson, 1885, 1886, 1888, Sabatier, 1892, Brandes, 1897, Labbé, 1904, Koltzoff, 1906, Spitschakoff, 1909, Retzius, 1909, sont composées typiquement de trois parties successives : le tête, le cou, la capsule

1. Voir *Journal d'Anatomie*, novembre-décembre 1912.

caudale, qui sont homologues aux trois régions principales des spermatozoïdes ordinaires. Cette homologie est due surtout aux recherches de Koltzoff, 1906, qui a redressé le sens suivant lequel ces trois parties se succédaient dans l'opinion de ses prédécesseurs. Ceux-ci en effet, par exemple, Labbé, 1904, croyaient au contraire que les spermatozoïdes des Décapodes étaient dépourvus de région caudale et que celle-ci représentait un perforateur et désignait par conséquent l'extrémité antérieure de la spermie.

La tête contient le noyau. Le col correspond au corps cellulaire et renferme originellement les mitochondries accumulées en un corps mitochondrial, ainsi que le corpuscule central proximal. La capsule caudale contient le corpuscule central distal puissamment développé en un bâtonnet. Elle est caractéristique des spermatozoïdes des Décapodes, qu'on peut appeler *Sp. vesiculifera*, par opposition aux spermatozoïdes flagellés ou *Sp. flagellifera* (Koltzoff). Bien qu'elle se développe par des processus spéciaux, qui n'ont pas leur analogue dans la formation du flagelle des spermies ordinaires (Koltzoff), elle est l'équivalent du flagelle de ces spermies. Les remarquables homologies des deux formes de spermatozoïdes, établies par Koltzoff pour les Décapodes supérieurs, ont été confirmées par Spischakoff, 1909 pour les Carides (*Crangon*, *Leander*, etc.), où les régions successives du spermatozoïde sont superposables à celles des autres Décapodes. La tête et le cou peuvent ou non porter des appendices ou prolongements, habituellement au nombre de trois; ces prolongements renferment les mitochondries. L'absence ou la présence de ces prolongements permet d'établir une première division des spermatozoïdes en *spermia anacantha* et *spermia acanthina*. Les premiers, qui représentent la forme la plus inférieure, existent chez les Crustacés nageurs (Carides) (Koltzoff, Spitschakoff). Les seconds, à leur tour, se distinguent, suivant que les prolongements partent du cou ou de la tête, en *spermia deracantha* (Macroures et Ptérygoures), et *spermia cephalacantha* (Brachyoures et Aptéroures). Koltzoff et Spitschakoff se sont proposé non seulement d'établir les homologies des spermatozoïdes des Décapodes avec les autres spermatozoïdes, mais encore d'expliquer la forme et la structure de ces

curieuses spermies en fonction des influences mécanogénétiques qui s'exercent sur elles; ils ont montré par l'étude de la spermiogénèse, comment ces influences modifient les organes fondamentaux de la spermatide primitive pour la conduire, par des voies différentes de celles que suivent les spermatides ordinaires, à la forme remarquablement étrange des spermies de Décapodes. Ils ont été amenés à considérer plusieurs des organes de ces spermies, la capsule caudale et le centrosome qui y est inclus, les prolongements et leurs mitochondries, comme un appareil squelettique de la spermie. Nous reviendrons, dans le chapitre III, sur les particularités d'évolution des divers organes de la spermatide des Décapodes.

Chez les Myriapodes Chilognathes (Iulides), les spermatozoïdes ont, d'après Gilson, 1886, Silvestre, 1902, Oettinger, 1908, 1909, la forme de bonnet; on les croyait parfaitement immobiles, mais Oettinger leur a trouvé un flagelle caudal. Ceux de *Polydesmus* sont de petites sphères immobiles (Effenberger, 1909, fig. 32).

Les spermatozoïdes des Nématodes ont été fréquemment étudiés (Munk, 1858, E. van Beneden, 1883, E. van Beneden et Julin, 1884, Ant. Schneider, 1883, Carnoy, 1884, Carnoy et Lebrun, 1897, M. Nussbaum, 1884, Hallez, 1884, Löwenthal, 1889, v. Erlanger, 1898, Struckman, 1905, Tretjakoff, 1905, Scheben, 1905, Marcus, 1906, A. Mayer, 1908, Romieu, 1911). Chez *Ascaris megalocephala*, pris pour type, la spermie est un corps de forme variable (types sphéroïdal, pyriforme, campanuliforme, conoïde de van Beneden). Elle comprend essentiellement deux parties : l'une, arrondie, est appelée la couronne; l'autre, conique, est la papille. La couronne contient en son centre le noyau représenté par un volumineux caryosome, entouré d'une zone claire; elle renferme aussi le corps mitochondrial. La papille loge un corps volumineux très brillant qui la remplit presque entière; c'est le corps réfringent. Comme van Beneden l'a établi le premier, la couronne, qu'il appelait hémisphère céphalique, est morphologiquement antérieure et représente la tête et le collet des autres spermies; la papille, ou hémisphère caudal, est morphologiquement postérieure et correspond au flagelle caudal des spermies ordinaires. Les homologies

de la spermie des Nématodes et de ses parties constitutives avec les spermies ordinaires et celles des Décapodes ont été établies par des recherches de spermiogénèse très importantes, dont les principaux résultats seront relatés au chapitre III.

Spermatozoïdes atypiques et anormaux. — Le sperme de l'Homme et d'un grand nombre d'autres Mammifères, celui des Batraciens et des Sélaciens contient habituellement en nombre variable des spermies atypiques et anormales, dont l'étude détaillée a été faite surtout par Broman, 1902, et par Retzius, 1902. Ces auteurs ont dressé une classification des spermies atypiques et anormales. Nous y laisserons de côté les spermies géantes, les spermies à 2 têtes, les spermies jumelles, les spermies de forme anormale, pour nous occuper seulement des spermies à une seule tête et à 2 ou 3 queues (fig. 23), les seules qui paraissent susceptibles d'être rapprochées de certaines formes de Flagellates.

Ces spermies atypiques et anormales, et parmi elles les spermies bi- ou multiflagellées, ont été décrites par beaucoup d'auteurs (Retzius, 1881; v. Wiedersperg, 1885; Cutler, 1885; Bertacchini, 1890; Maddox, 1891; Ballowitz, 1891 et 1902; Broman, 1901, 1902; Regaud, 1900; Retzius, 1902, 1909; Hœfer, 1909). Dans les spermies biflagellées la division de la queue peut porter sur toute la longueur du flagelle ou n'intéresser que la pièce moyenne; l'enveloppe spirale de cette pièce est alors soit commune, soit propre à chaque queue (Broman). En même temps les corpuscules proximaux sont doubles (Retzius, 1902). Maddox a attribué la double queue à la fissuration d'une queue unique. Broman rattache à des mitoses anormales l'origine de toutes les formes atypiques. Le développement des spermies à une tête et à deux ou plusieurs queues est dû, selon lui, à des mitoses bi- ou pluripolaires, dont les chromosomes sont demeurés rassemblés en une même masse et ont été entourés par une membrane nucléaire commune. Les deux paires ou les paires multiples de centrosomes convergent ensuite vers un même point de la périphérie de la cellule, puis le corpuscule distal de chaque paire émet un flagelle caudal. D'après Retzius, cette explication ne s'appliquerait qu'à un certain nombre seulement de spermies biflagellées. Il y a en effet deux variétés de ces spermies : tantôt il existe 2 corpuscules

centraux proximaux seulement, tantôt il en existe 4 (Broman, Retzius). Les spermies de la seconde variété peuvent s'être formées selon le mode admis par Broman; ce sont des spermies biuroïdes vraies: ce sont les plus rares. Les spermies de la première variété, beaucoup plus fréquentes, sont des pseudo-biuroïdes; la double

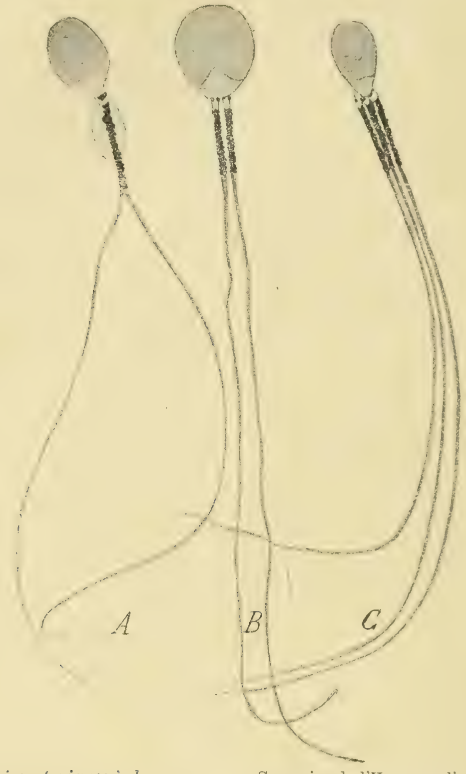


Fig. 23. — *Spermies atypiques à deux queues.* — Spermies de l'Homme, d'après Broman, 1902. — A. Spermie à pièce intermédiaire unique et deux flagelles caudaux. — B. Spermie à deux queues complètement séparées y compris les pièces intermédiaires, quatre corpuscules centraux proximaux. — C. Spermie à trois queues.

queue est due à la fissuration du filament caudal, qui est composé, d'après Retzius de 2 fibres juxtaposées et parallèles, virtuellement distinctes. Hœfer a montré que, dans des spermies en apparence monocéphalidées, la tête pouvait contenir 2 noyaux plus ou moins distincts.

Dans un très grand nombre de cas, on a signalé, dans les spermies de taille plus considérable que normalement ou même

véritablement géantes, la présence de 2 ou plusieurs filaments axiles insérés sur autant de corpuscules caudaux distincts. Tantôt ces filaments sont séparés sur toute leur longueur, tantôt ils ne le sont que dans leur partie proximale et se réunissent plus loin. De telles observations ont été faites chez un grand nombre de Mammifères par Retzius et d'autres auteurs, chez les Insectes par Paulmier, 1899; Henneguy, 1904, et Zweiger, 1907. Ce sont là évidemment des formes incomplètes de l'état biuroïde. Paulmier les a catégoriquement attribuées à la division incomplète des 2 spermatocytes du 1[er] et du 2[e] ordres.

Les spermies atypiques, uninucléées ou tout au moins monocéphalidées, et d'autre part bi- ou multiflagellées, rappellent certaines formes de Flagellates, en voie de scission longitudinale. Rabinowitch et Kempner, 1899; Wasielewski et Senn, 1900; Laveran et Mesnil, 1902, 1904; Martini, 1903; Prowazek, 1904; Bosc, 1905; Lingard et Jennings, 1906; Keysselitz, 1906; Berliner, 1909; Friedrich, 1909; Rosenbusch, 1909, et d'autres protistologues ont observé des Flagellates dans lesquels l'appareil flagellaire, y compris le blépharoplaste, était déjà dédoublé, le noyau demeurant encore entier.

Double forme de spermatozoïdes. — Il existe, chez un grand nombre d'animaux, des Turbellariés, des Rotifères (*Notommata Sieboldi*), des Annélides (*Allolobophora*, *Lumbricus*), des Crustacés (*Tanais*, *Asellus*, *Oniscus*), des Myriapodes (*Scolopendra*, *Lithobius*, *Cryptops*, certains Iulides), des Insectes Lépidoptères (*Pygacra*, *Bombyx*, *Gastropacha*, *Harpya*) et Hémiptères (*Euschistus*) et bien ailleurs encore, et surtout chez les Gastéropodes Prosobranches, deux évolutions différentes et parallèles des cellules séminales, en un mot 2 spermatogénèses conduisant à la formation de deux sortes de spermatozoïdes. Les deux formes des permatozoïdes diffèrent entre elles par divers caractères : par leur taille (les uns géants, les autres de taille ordinaire); par la fusion ou tout au moins la réduction de la tête nucléaire (sp. eupyrènes, apyrènes et oligopyrènes); par la constitution de l'appareil flagellaire enfin. Il ne sera question ici que des spermies dans lesquelles cet appareil flagellaire est différent, c'est-à-dire celles des Gastéropodes Proso-

branches, et notamment celles de la Paludine, qui ont été étudiées de très près et dont la genèse est parfaitement connue.

Dans le groupe des Prosobranches, il y a deux sortes de spermatozoïdes, les uns filiformes, essentiellement semblables aux spermies ordinaires, les autres vermiformes, qui sont très particuliers. Les deux formes de spermatozoïdes ont été décrites chez la Paludine et d'autres espèces par un grand nombre d'auteurs, par Siebold d'abord qui les a découvertes, puis par Leydig, 1850, 1857; Schenk, 1874-75; Carnoy, 1884; v. Brunn, 1884; Brock, 1887; Kœhler, 1892; Auerbach, 1896, 1897; v. Erlanger, 1898; Meves, 1900, 1903; Stephan, 1903; Simroth, 1904; Retzius, 1905; Lams, 1909; Kuschakewitsch, 1910.

V. Brunn, Simroth, Stephan et Retzius ont dressé la liste des genres et des espèces qui possèdent la deuxième forme de spermatozoïde. Elle n'existe pas chez *Natica*, *Buccinum*, *Littorina*, *Bythinia*, *Cyclostoma*, *Cypraea*, *Conus*. La seconde forme est filamenteuse et non vermiforme chez *Neritina*. Les deux formes filiforme et vermiforme coexistent chez : *Paludina vivipara*, *Aporrhais pes pelicani*, *Murex erinaceus*, *trunculus et brandaris*, *Columbella rustica*, *Marsenia* (spec.) *Cassidaria echinophora*, *Dolium galea*, *Tritonium culaceum* et *parthenopeum*, *Vermetus gigas*, *Turritella glabra*, *Fusus despectus*, *Cerithium vulgatum*, *Triton nodifer*, *Nassa mutabilis*, etc.

Les spermatozoïdes filiformes présentent une tête bien développée (spermie eupyrène), tirebouchonnée, recouverte d'une coiffe céphalique. La queue se compose de deux parties : l'une très longue, dont Retzius fait une pièce moyenne, parce qu'à ses deux extrémités se trouve une paroi de grains colorables, centrosomiques; l'autre partie représentant la pièce principale et la pièce terminale.

Les spermatozoïdes vermiformes (fig. 24) se distinguent par leur forme de vers, et par la présence à l'une de leurs extrémités d'un bouquet de cils que déjà d'anciens auteurs avaient aperçu et dont le nombre est exactement de douze. Ces spermies se composent d'une tête courte (spermie oligopyrène) et d'un long corps vermiforme. Un bâtonnet axial traverse la tête et la queue; c'est lui qui

porte les bouquets de cils. Pour v. Brunn et Meves, ce bâtonnet se compose en réalité de douze fibrilles qui se terminent chacune par un des cils. Retzius n'a pas pu observer cette décomposition fibrillaire du bâtonnet, qui pour lui est un tube contenant un filament renflé de plus en plus. Une plaque basale qui termine le bâtonnet axial supporte les cils; elle est formée de grains que Retzius n'a pu compter, mais dont Meves avait auparavant fixé le nombre à douze, correspondant ainsi à celui des cils et des fibrilles du bâtonnet axial. Le bâtonnet est entouré d'une couche gélatineuse, à laquelle v. Erlanger a reconnu une structure alvéolaire ou même striée transversalement. Meves attribua la striation transversale de cette couche à des mitochondries alignées en bandes transversales ou même en spirale. Pour Retzius il est douteux qu'il s'agisse de mitochondries, et ce ne sont là que des sphérules brillantes de nature particulière.

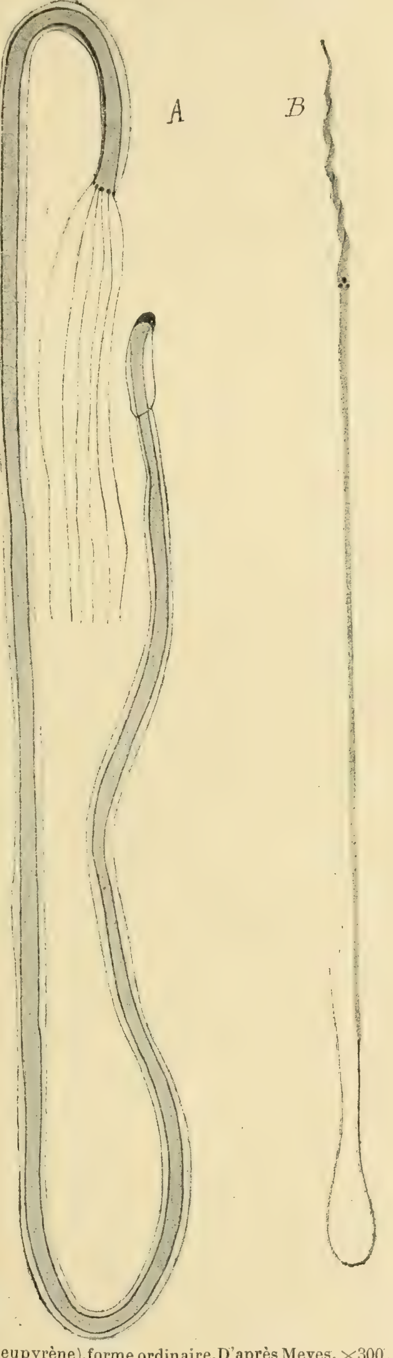


Fig. 24. — *Les deux formes de spermatozoïdes* chez Paludina vivipara. — A. Spermatozoïde verminforme (spermie oligopyrène). — B. Spermatozoïde filiforme (spermie eupyrène), forme ordinaire. D'après Meves. ×300.

Retzius a décrit chez quelques autres espèces de Mollusques que la Paludine la structure fine des spermatozoïdes vermiformes. Chez *Buccinum* ces spermatozoïdes possèdent un filament de soutien situé latéralement et décomposable en fibrilles. Ceux de *Fusus* sont des corps fusiformes granuleux, fibrillés, présentant à leur surface 7 ou 8 fibres très grosses qu'on peut détacher par macération. Chez *Murex* le corps, fusiforme, dans lequel la tête n'est pas différenciée, présente une pièce moyenne qui à son extrémité antérieure porte un petit nodule; on peut isoler de ce corps de nombreuses fibrilles par la macération. Kuschakewitsh, 1910, décrit autour des spermies vermiformes d'*Aporrhais* une enveloppe contenant des myonèmes. Stephan a montré qu'on peut établir une double gradation des spermies vermiformes, fondée sur la teneur de l'élément en chromatine nucléaire et sur la persistance des cils. Tandis que la Paludine est oligopyrène, le Cérithe est incomplètement et secondairement apyrène, la Nasse, le Triton et le Murex sont tout à fait apyrènes. De plus, la Paludine et le Cérithe conservent leurs cils, qui disparaissent chez les autres espèces.

CHAPITRE II

FLAGELLES.

CONSTITUTION GÉNÉRALE DES FLAGELLES

Les pages précédentes contiennent déjà de nombreux renseignements sur la forme extérieure des flagelles. Leur longueur, leur forme, leur nombre ont été utilisés pour caractériser des familles, des genres et des espèces, et l'on a pu se faire par là une idée de leur répartition dans le groupe des Flagellates et de leur emploi pour la systématique de ce groupe. On a vu aussi que les fouets n'appartiennent pas seulement aux individus agames de ce groupe; ils existent dans les spores d'un grand nombre d'êtres vivants, et leur donnent un caractère animal qui leur a valu le nom de zoospores. Enfin les microgamètes d'un grand nombre de Protistes,

de plantes et d'animaux supérieurs sont des éléments flagellés, des spermatozoïdes.

Il y a quelques mots à ajouter encore sur la morphologie externe des flagelles. Leur forme est tantôt régulièrement cylindrique, de la base à l'extrémité, tantôt est le plus souvent graduellement effilée; Fisch, 1885, n'admet pas d'autre forme que la forme cylindrique. Le fouet est rectiligne ou bien tordu sur son axe, une fois (*Polytoma*), deux fois (forme monadienne d'*Amœba bacteriofaga*), trois fois (*Mastigamœba*; Prowazek, 1900). La coupe transversale du fouet est tantôt arrondie, tantôt ovale ou même rubanée (Plenge, 1899). Löffler, 1889, et Fischer, 1894, ont distingué deux variétés particulières de fouets : le fouet à cravache (*Peitschengeissel*) et le fouet à cils (*Flimmergeissel*). Le premier est la forme la plus simple; le flagelle se compose d'un pédoncule et d'une cravache terminale très mince (*Polytoma uvella*). La seconde forme s'observe chez *Euglena* et *Monas guttula*; elle consiste en un filament flagellaire homogène portant de fins cils, tantôt disposés sur un seul rang (*Euglena*), tantôt sur deux rangées opposées (*Monas*).

Il convient d'étudier à présent la morphologie intime des flagelles, leur structure, leur mode d'insertion et de chercher à dégager, par ce qu'il trouvera de commun dans les divers cas observés, la signification générale de l'appareil flagellaire. Cette étude devrait, pour être complète, et par besoin de symétrie, porter successivement sur les fouets des Flagellés, sur ceux des zoospores et sur ceux des gamètes mâles et particulièrement des spermatozoïdes animaux.

Ce que nous savons des fouets ou cils des zoospores est trop peu de chose et les zoospores sont trop semblables à des Flagellates pour qu'il soit nécessaire ou même logique de consacrer à la description de leurs flagelles un paragraphe spécial. Quant aux flagelles des gamètes, et notamment aux flagelles caudaux des spermatozoïdes animaux, il paraît superflu aussi de les étudier à part et parallèlement aux fouets des Flagellates. La constitution essentielle de l'appareil flagellaire des spermatozoïdes a été examinée déjà; l'étude de la spermatogénèse, qui sera faite plus loin avec quelques détails, est d'ailleurs bien plus capable que l'examen

du spermatozoïde définitif, de donner des renseignements sur la nature des diverses parties qui constituent le flagelle caudal. L'observation des spermies adultes et celle surtout de leurs stades de développement conduisent aux résultats essentiels suivants : la queue du spermatozoïde représente un vrai flagelle formé d'un filament axile et d'une enveloppe; le filament s'insère sur un bouton qui est un corpuscule central, et se forme sans doute aux dépens de ce dernier.

Par conséquent, ce paragraphe descriptif n'aura essentiellement trait qu'aux fouets des Flagellés.

I. — Structure des flagelles.

La plupart des fouets des Protistes n'ont pas jusqu'ici montré de structure compliquée. Certains auteurs (Bütschli, 1889; Klebs, 1893) ont regardé leur substance comme très voisine quoique un peu différente du cytoplasme et comme formée de protoplasma homogène. Dangeard, 1902, les considère comme constitués par du cytoplasme ordinaire, peu colorable. Prowazek, 1900, et Fischer, 1894, estiment que le plasma du flagelle est plus pauvre en eau que le cytoplasme même; ils lui accordent une consistance glutineuse et ont observé même une sorte de voile muqueux à sa surface.

Plusieurs observateurs ont trouvé aux fouets une structure granuleuse ou striée. D'après Fisch, les flagelles de *Chilomonas* seraient formés de granulations sombres incluses dans une masse hyaline; Awerinzew, 1907, parle même de striation transversale. Pour Kunstler, 1882, les flagellums ont un aspect strié, qui n'est que l'expression d'une structure sphérulaire réelle, semblable d'ailleurs à celle du cytoplasme ordinaire. Mais A. Fischer et Dangeard, 1902 ont mis cet aspect strié sur le compte des réactifs, et Migula, 1890, chez *Gonium pectorale*, n'a pu reconnaître la structure sphérulaire du protoplasme flagellaire indiquée par Kunstler.

La structure la plus essentielle et la plus constante est une différenciation d'un axe solide, qu'ont révélée les observations successives de Kunstler, 1882, de Löffler, 1889, de Fischer, 1894, qui a été

confirmée par les études de Plenge, 1899, Dangeard, 1902, Bütschli, 1902, Prowazek 1904 *b*, Goldschmidt, 1907, Awerinzew, 1907, Minchin, 1908, Franca, 1908, et que Schuberg, 1905, a retrouvée dans les cils vibratiles. Elle consiste dans la présence, à l'intérieur du fouet ou du cil, d'un filament de soutien (fig. 25), axial ou latéral, plus sombre et plus colorable (Dangeard), de nature élastique et de consistance plus ferme que le protoplasma qui l'entoure, et que Kunstler a cru voir constitué par des disques alternativement clairs et foncés. Fischer, 1894 a attribué l'apparence du filament axile à une altération produite par les réactifs et spécialement par les mordants employés dans la préparation; les réactifs gonfleraient la couche périphérique qui deviendrait plus molle et moins colorable et respecteraient la portion axile qui demeurerait plus colorable et plus ferme, produisant ainsi l'illusion d'un axe individualisé. Mais cette objection tombe devant l'observation faite ensuite de filaments axiles sur les fouets non soumis à ces réactifs.

A B

Fig. 25. — *Structure des fouets, filament axile et gaine.* — A. Fouet de *Trachelomonas*, avec filament axile et membrane ondulante, d'après Plenge. — B. Fouet d'Euglène, avec filament axile et gaine à structure spiroïde, d'après Bütschli.

D'après Alexeieff (1911), le double flagelle que Prowazek (1904) et d'autres auteurs ont attribué au genre *Herpetomonas* serait simple. L'apparence de deux filaments distincts serait due à l'existence, dans le flagelle unique, de deux parties, une fibre axiale et une gaine.

Le filament axial se dégage, dans sa portion terminale, de son enveloppe protoplasmique et devient nu; il constitue ainsi la « pièce terminale » (Endstück) du fouet, comparable à celle du spermatozoïde (Löffler, 1889; Fischer, 1894). Plusieurs auteurs (Waldeyer, 1901; Korschelt et Heider, 1902; Bütschli, 1902; Pütter, 1904) ont insisté sur la similitude de cette pièce terminale avec celle de la spermie.

Il résulte, de l'existence de cette pièce terminale réduite au

filament axile, que le flagelle s'amincit dans sa partie distale. Kunstler, 1882, avait déjà observé sur divers Flagellates l'amincissement graduel de la partie terminale du fouet. Fischer, 1894, a fait une constatation semblable chez *Euglena viridis* et *Polytoma uvella*, où il a vu le fouet se terminer par un long et mince filament. D'après Plenge, 1899, le flagelle des zoospores des Myxomycètes s'effile légèrement à son extrémité distale.

Dans d'autres cas, l'amincissement est brusque ainsi que Seligo, 1886, l'a constaté pour le flagelle postérieur de *Cercomonas longicauda*. C'est alors surtout que la pièce terminale devient très apparente, telle que l'ont vue Fischer chez *Bodo*, *Chlorogonium*; Prowazek, 1904 *b*, chez *Trichomastix lacertæ* et d'autres Flagellates; Cl. Hamburger, 1905, chez *Dunaliella salina*.

L'enveloppe du fouet, plus claire et plus molle que la tige axiale, entoure habituellement celle-ci d'une gaine régulièrement épaisse. Mais elle peut aussi s'élargir suivant un de ses rayons et figurer le long de la tigelle axiale une sorte de membrane ondulante très peu haute (fig. 25, A). Mais, comme on l'a vu, elle peut aussi s'étaler en une membrane ondulante puissamment développée, telle qu'en présentent les Trypanosomes. Cette enveloppe et la membrane ondulante qui en dépend peuvent être considérées, avec Senn, comme des dépendances du périplaste. L'enveloppe a une structure alvéolaire ou même spiralée, constatable par exemple sur les fouets de *Trichomastix lacertæ* (Prowazek, 1904 *b*) et d'*Euglena* (Bütschli, 1902) (fig. 25, B). C'est, d'après Kunstler et Bütschli, la présence de cette enveloppe qui produit l'aspect strié transversalement du fouet, constaté par Kunstler chez beaucoup de Flagellates, retrouvé par Bütschli chez *Euglena* et *Ophidomonas* et par Awerinzew, 1907, chez *Chilomonas*. Bütschli (1902) fait remarquer combien cette structure du fouet des Flagellates est analogue à la constitution du corps même des grands Spiroïdés et des Spirochètes, corps qui, dans son ensemble, peut être regardé comme l'équivalent d'un fouet.

Tout en reconnaissant que cette structure n'est qu'hypothétique pour la plupart des formes, Doflein, 1909, et d'autres la tiennent pour très générale et admettent que les fouets doivent consister

toujours en un ou plusieurs filaments élastiques solides entourés d'une enveloppe protoplasmique. D'après les vues de Bütschli et de Gurwitsch, 1904, étendues par Hartmann, 1907, aux Flagellates, on peut, d'après cette structure, ramener le mouvement des fouets à un mouvement amiboïde, qui serait dû à des changements se produisant dans la tension superficielle de la couche protoplasmique du fouet. Cette couche est seule active dans le mouvement, et son activité est le résultat des modifications de la tension superficielle; le filament axial élastique en est l'antagoniste; il régularise et maintient dans de certaines limites le mouvement désordonné de la couche protoplasmique. Autrement dit, la couche protoplasmique est contractile, le filament axial est élastique.

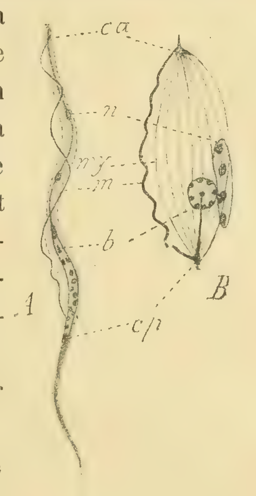


Fig. 26. — *Trypanosoma noctuæ*. Microgamète. — A. Schéma de l'appareil nucléaire du microgamète : *n*, noyau ; *b*, blépharoplaste ; *c.a*, centrosome antérieur ; *c.p*, centrosome postérieur ; *m*, membrane ondulante ; *my*, myonèmes. — B. Schéma du microgamète définitif ; mêmes lettres. D'après Schaudinn.

Outre cette structure axiale, il peut y avoir dans le fouet plusieurs filaments parallèles. Schaudinn, 1904, a décrit, dans la partie basale du flagelle de *Trypanosoma* (*Halteridium*) *noctuæ*, autour de la fibre centrale, huit fibres plus fines ou fibres du manteau, qui ont selon lui la valeur de myonèmes (fig. 26).

Nous savons enfin que certaines membranes ondulantes, telles que celles des Spirochètes, laissent apercevoir une structure fibrillaire et que la décomposition de la membrane en ses fibrilles constitutives peut simuler une ciliation péritriche du corps du Spirochète (fig. 5). Le long de la base d'insertion de la membrane ondulante il peut exister une crête fibrillaire, formée de granules alignés chez *Trichomonas*, que Poche, 1903, et Prowazek, 1904, ont décrite.

Selon la remarque de Doflein, il doit y avoir d'ailleurs entre les fouets de grandes différences structurales, à en juger par la variété des mouvements qu'ils exécutent.

II. — Insertion des flagelles.

L'insertion des fouets se fait généralement au fond d'une fossette de la surface du corps. Il y a du reste plusieurs modes d'insertion, qu'on ne peut distinguer qu'assez artificiellement les uns des autres; car cette question, faute d'homologies exactes et d'une nomenclature rigoureuse, est encore très embrouillée.

Dans le cas le plus simple, réalisé chez certains Protozoaires, mais qui n'existe sans doute que provisoirement et faute d'observations précises, le fouet se continue insensiblement avec l'ectoplasme.

Dans d'autres cas, le flagelle se prolonge directement dans le corps cellulaire par un filament radiculaire ou racine; ce filament a reçu quelquefois par extension et par abus de langage le nom de « rhizoplaste », auquel cependant, comme on le verra plus loin, on doit, ce semble, réserver une signification plus précise. Le prolongement radiculaire du fouet peut, à son tour, se terminer librement dans le cytoplasme, ou bien se fixer à divers organes de la cellule. Ces organes peuvent être : un simple granule basal, appelé parfois mais improprement « blépharoplaste »; le noyau lui-même; ou enfin un corps particulier, le véritable « blépharoplaste » des Flagellates. Doflein (1909) pense que la première disposition, où le fouet se continue directement dans l'ectoplasme superficiel, s'observe quand la fermeté de la couche périphérique du corps est assez grande pour que cette couche puisse suffire à l'insertion des fouets. Chez les Protozoaires à corps très mou (Trypanosomes, Mastigamœbiens) il était au contraire nécessaire de donner au fouet un substratum résistant pour l'accomplissement de ses mouvements; le fouet s'est alors prolongé jusqu'à des organes cellulaires présentant une certaine solidité. Ces explications mécaniques ne sont, bien entendu, que provisoires.

Prolongé ou non par un filament radiculaire, le fouet s'insère dans le plus grand nombre des cas sur un corps solide, de nature variable, et plus ou moins profondément situé. Ce corps peut être : un corpuscule basal, tout à fait superficiel; le noyau; une formation

plus ou moins bien définie; enfin un corps spécial, propre aux Flagellates et appelé *blépharoplaste*.

La première disposition est la plus simple : le fouet ou les fouets s'insèrent sur un ou plusieurs corpuscules situés superficiellement. Ces corpuscules, très chromatiques, peuvent être appelés grains ou corpuscules basaux, puisqu'ils sont situés à la base des fouets en une position identique à celle des corpuscules ou grains basaux que nous décrirons aux cils proprement dits. Ils ont aussi reçu les noms de blépharoplastes, trichoplastes; car ils paraissent être non seulement des points d'insertion, mais encore des centres de formation des fouets; ceux-ci poussent à partir de ces blépharoplastes dont la substance paraît employée à leur formation. Le terme de centrosomes, par lequel on les a aussi désignés, préjuge leur signification et suppose qu'ils ont la valeur morphologique des centrosomes des cellules ordinaires; cette appellation est d'ailleurs justifiée par les observations nombreuses constatant qu'ils proviennent des centrosomes du fuseau d'une division mitotique antérieure. Dobell (1908) a même qualifié de micronucléus le grain basal du fouet de *Copromonas*, tout comme l'a été le vrai blépharoplaste des Trypanosomes.

L'insertion pure et simple du fouet sur un corpuscule basal s'observe chez un grand nombre de Flagellés, dans les gamètes des Grégarines (Léger) et dans les microgamètes des Coccidies (Schaudinn, 1900; Moroff, 1906, et d'autres). Le corpuscule basal a le plus souvent la forme d'un grain arrondi; mais ce peut être aussi un anneau, par exemple chez *Mastigella*, d'après Goldschmidt (1907). Le nombre de ces grains ou corpuscules basaux est en rapport avec celui des fouets. Ainsi, chez *Octomitus* et chez *Lamblia*, il y a huit fouets et huit corpuscules basaux bien distincts (fig. 9). Les quatre flagelles de *Monocercomonas bufonis* s'insèrent à autant de corpuscules basaux (Alexeieff, 1911). Quand deux flagelles sont insérés très près l'un de l'autre, les deux corpuscules basaux sont associés en un diplosome. Les six fouets de *Polymastix batrachorum* se fixent à un gros grain unique (Alexeieff). Au delà du corpuscule basal le fouet peut se prolonger plus ou moins loin dans le corps cellulaire par une racine, très courte ou très longue. C'est à cette racine, qui

est située au delà d'un grain basal, et qui n'est pas le prolongement direct du fouet, qu'il est peut-être convenable de réserver le nom de rhizoplaste (fig. 27, *r*). Ce rhizoplaste peut se terminer librement, s'insérer sur le noyau, ou se fixer au véritable blépharoplaste.

Un second mode d'insertion est l'insertion au noyau. Elle peut se faire directement, en l'absence de tout grain basal et même de tout rhizoplaste appréciable; le flagelle est alors nucléoendogène. Tel est, d'après Prowazek (1903), Schouteden (1907), le cas de *Mastigamœba* (fig. 27, A). Le noyau, tout à fait superficiel, est entouré d'une membrane de laquelle part le fouet; ce n'est qu'exceptionnellement qu'on peut voir à la base de ce dernier un léger épaississement corpusculaire; il est tout aussi exceptionnel d'apercevoir un filament radiculaire ou rhizoplaste unissant la base du fouet au corps nucléaire. Le fouet est donc, dans ce genre, une formation nucléaire. indépendante du corps cellulaire amiboïde, qui peut disparaître pendant la division du noyau; il forme avec le noyau un complexe nucléaire qui, d'après Schouteden, se déplace tout d'une pièce dans le corps en mouvement. Fr. E. Schultze (1875), Bütschli (1878), Heider (1886), Frenzel (1892), Marchand (1894) avaient déjà observé, chez *Mastigamœba* et chez *Trichomonas*, les relations du fouet avec le noyau et l'indépendance relative de l'appareil nucléo-flagellaire dans le corps cellulaire. Pour Yamanoto, 1909, le filament axile du flagelle aboutit même au caryosome nucléaire, dont il proviendrait d'ailleurs. Des relations presque aussi directes du noyau et du fouet ont été constatées par Plenge, 1899, et par Jahn, 1904, dans les zoospores des Mycétozoaires; plus exactement, selon eux, le fouet aboutit à un granule ou trichoplaste qui est en rapport avec le noyau ou plutôt avec un corps piriforme où le noyau est contenu (fig. 27, C). Clara Hamburger (1905) chez *Dunaliella salina*, Goldschmidt (1907) chez *Mastigella vitrea* et *Mastigina setosa* ont aussi constaté l'insertion nucléaire directe du flagelle. Ailleurs, le flagelle et le noyau ne sont que médiatement en connexion, par l'intermédiaire d'un rhizoplaste. Dangeard, 1910, a vu, chez *Stephanoptera Fabreæ*, forme de passage entre les Chlorophycées et les Flagellates, les deux fouets reliés au noyau par un fin filament. Les

zoospores ou formes flagellaires des Amœbiens sont pourvues, comme les vrais Mastigophores, d'un, deux ou trois flagelles (Schaudinn, 1896 *a*, pour *Paramœba Eilhardi*; Wasielewski et Hischfeld, 1910, Whitmore, 1911, Alexeieff, 1912, pour les formes d'*Amœba limax*). Dans ces zoospores, Alexeieff observe que le

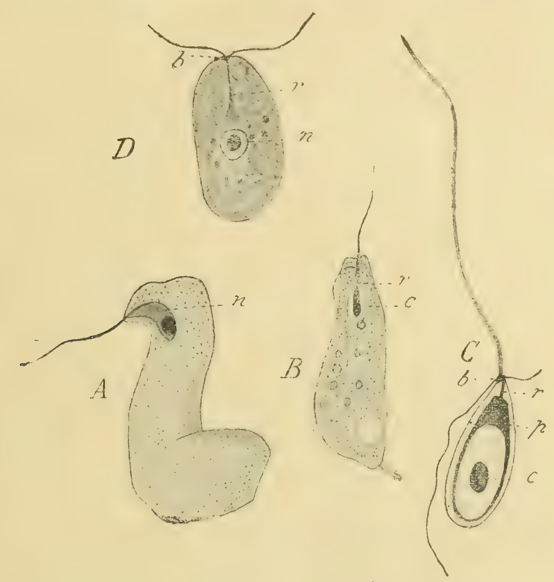


Fig. 27. — *Flagellates divers avec modes d'insertion variés du flagelle.* — A. *Mastigamœba invertens*, d'après Prowazek; insertion directe du fouet au noyau. — B. *Cercomonas longicauda*, d'après Prowazek; insertion au noyau *n*; prolongement du fouet jusqu'au caryosome *c*, par un court rhizoplaste *r*. — C. Spore de Mycétozoaire, d'après Plenge; insertion du fouet sur un granule basal, rhizoplaste continuant le fouet et s'attachant à un corps piriforme *p* qui contient le noyau *n*. — D. *Polytoma uvella*, d'après Prowazek; les fouets se fixent sur un granule basal, au delà duquel un rhizoplaste, dissocié en éventail à son extrémité profonde, se dirige vers le noyau.

flagelle peut aller jusqu'au noyau, et qu'il est une production nucléaire et non cytoplasmique, mais qu'en général il s'arrête sur un petit grain basal, qu'un prolongement radiculaire ou rhizoplaste peut rattacher au noyau. Cette disposition est à rapprocher des suivantes. Prowazek, à côté des cas de relation directe du flagelle avec le noyau, distingue ceux où la relation s'établit par un article intermédiaire, qu'il nomme « zygoplaste ». Souvent le fouet repose sur le zygoplaste par un grain basal, et de ce grain partent une ou plusieurs fibrilles, les rhizoplastes, qui perforent le zygoplaste et se prolongent jusqu'au noyau. Il en donne

comme exemples *Monas guttula* et *Bicosœca*, et il rattache à ces exemples les Craspédomonades, qui, d'après Franzé, 1897, ont un fouet rattaché sur un grain basal et peut-être un rhizoplaste. La description qu'il donne de l'appareil flagellaire de *Polytoma* n'est pas très différente (fig. 27, D). Dans cette dernière espèce, Dangeard, 1901, a décrit un granule basal ou blépharoplaste, et un rhizoplaste se terminant près du noyau par une granulation qu'il nomme condyle. Chez *Chilomonas paramoecium*, les deux fouets aboutissent chacun à son grain basal; il en part un filament rhizoplastique unique qui se prolonge jusqu'au noyau (Awerinzew, 1907, Alexeieff, 1911), ou qui peut se terminer dans le cytoplasma. L'appareil fixateur des flagelles est très compliqué chez *Bodo lacertæ*, d'après Alexeieff; il comprend en effet successivement un grain diplosomique superficiel, une cupule de granules, puis un rhizoplaste qui, avant d'arriver au noyau, traverserait deux bâtonnets sidérophiles contigus, placés transversalement. Ajoutons que divers auteurs n'ont pas réussi à voir de relations directes entre le fouet et le noyau; par exemple Dobell, 1908, et Berliner, 1909, ont en vain cherché, chez *Copromonas*, un filament rhizoplastique rattachant le granule basal superficiel au noyau.

Les Euglénoïdes (*Euglena*, *Eustreptia*) offrent une disposition particulière, en ce que ce n'est ni au noyau ni à un véritable blépharoplaste qu'aboutit la racine du fouet, mais à un corps protoplasmique de signification indéterminée. Chez ces Flagellates l'insertion du fouet se fait au fond du pharynx, dans le « réservoir ». D'après Wager, 1900, qui a étudié *Euglena*, l'unique fouet se bifurque à la hauteur du stigma, ou tache oculaire, après avoir présenté un épaississement; les deux branches de bifurcation (rhizoplastes) se perdent dans un amas granuleux de plasma condensé (fig. 28, A).

Les dispositions sont à peu près les mêmes d'après Steuer chez *Eustreptia*; les deux fouets s'engagent dans le pharynx où ils offrent une partie épaissie; ils s'attachent au fond du réservoir par un corps en forme de demi-anneau, que Steuer considère comme l'équivalent de la masse plasmique de l'Euglène (fig. 28, B). Plenge, 1899, a vu de façon analogue le fouet de *Trachelomonas*

se terminer dans un corps quadrangulaire spécial, superficiel.

On a décrit dans plusieurs Flagellates un filament simple ou double, plus ou moins fortement sidérophile, qui prolonge le rhizoplaste et qui s'étend du noyau vers l'extrémité postérieure du corps cellulaire. Ce filament sidérophile a été observé par Prowazek (1903) chez *Chilomonas paramoecium* par Prowazek (1904) et par

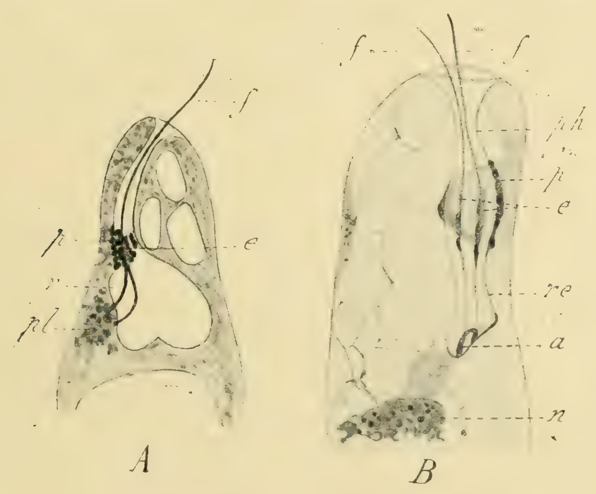


Fig. 28. — *Euglena viridis* et *Eustreptia viridis*. — A. *Euglena*. — B. *Eustreptia*. Extrémité antérieure montrant les fouets et leur insertion. En A, le fouet *f*; *e*, sa partie épaissie; *r*, racine du fouet dédoublée (rhizoplaste double); *pl*, amas granuleux de plasma condensé où s'insèrent les racines du fouet; *p*, tache pigmentaire ou stigma. D'après Wager, emprunté à Doflein. — En B, les deux fouets *f*; *e*, leur partie épaissie; *ph*, pharynx; *re*, réservoir ou fond du pharynx; *a*, demi-anneau unissant les deux racines des fouets et situé dans le réservoir; *p*, tache pigmentaire ou stigma; *n*, noyau. D'après Steuer.

Roubaud (1909) chez *Herpetomonas muscæ domesticæ*, où ce filament est double (*Doppelfaden*), par Alexeieff (1911) chez *Rhizomastix gracilis* et d'autres Flagellés, ainsi que par d'autres observateurs encore. Alexeieff donne à cette baguette très colorable le nom de « rhizostyle », pour la distinguer du rhizoplaste; celui-ci en effet va du blépharoplaste au noyau; le rhizostyle s'étend au delà du noyau. D'après Alexeieff, ce rhizostyle serait d'ailleurs très inconstant dans le genre *Herpetomonas*.

Il ne faut pas confondre ce rhizostyle, qui appartient à l'appareil flagellaire avec une autre baguette plus forte, très sidérophile aussi, qui est un organe squelettique. Celle-ci, appelée « baguette axiale »

ou « axostyle » traverse tout le corps cellulaire suivant son axe en longeant le noyau et peut même, dépassant l'extrémité postérieure du corps, proéminer librement au dehors. On l'observe chez un assez grand nombre de Flagellés, où elle est tantôt simple (*Trichomonas*, *Trichomastix*, *Polymastix*), tantôt double (*Octomitus*, *Hexamitus*, *Lamblia*). On verra plus tard que l'axostyle a la signification d'un tractus fusorial, d'une centrodesmose, provenant de la dernière division, comme Alexeieff (1911) l'a montré pour *Hexamitus* et supposé pour *Octomitus*. L'origine nucléaire de l'axostyle est affirmée par Keysselitz (1908), à cause de sa colorabilité identique à celle du noyau.

(*A suivre.*)

Des Leucocytes et des Hématies

Par Éd. RETTERER

Tout fixateur ou colorant nouveau montre la matière vivante sous d'autres aspects. Appliqué aux éléments figurés de la lymphe et du sang, il donne lieu à des images qui modifient incessamment notre manière de voir. Il est malheureux que ces nouveaux détails de structure, au lieu d'avancer nos connaissances, ne fassent le plus souvent qu'enrichir la science de mots barbares et de théories spécieuses. Avouons néanmoins que ces multiples tentatives ne sont pas toujours vaines, car sur cet océan d'hypothèses quelques faits positifs finissent par surnager.

Pour ne pas allonger ou surcharger nos mémoires précédents [1], nous avons mis de côté nombre d'articles qui n'avaient pas de rapport direct avec les questions traitées. Une revue méthodique et une mise au point nous paraissent indiquées.

I. LEUCOCYTES. — Pour Ch. S. Minot[2] les leucocytes dérivent tous d'une espèce cellulaire unique (*cellules migratrices primaires* de Saxer ou *mésamœboïdes* de Minot). En proliférant et en émigrant dans divers organes, les mésamœboïdes donneraient naissance aux diverses variétés de leucocytes qu'on observe chez l'adulte.

D'abord, elles produiraient des formes jeunes dépourvues de granulations, c'est-à-dire des *lymphocytes* qui s'accumuleraient dans les ganglions lymphatiques pour s'y multiplier. Minot incline à admettre, avec Weidenreich, que les lymphocytes sont les éléments précurseurs des leucocytes à granulations (neutrophiles, éosinophiles et basophiles).

Il importerait de connaître les conditions qui président à la transformation *granuleuse* des leucocytes ayant élu domicile dans la moelle osseuse, par exemple, et à l'évolution lymphocytaire de ceux qui ont

1. Voir Retterer et Lelièvre, *Journal de l'anat.*, 1912, p. 14. et *ibid.*, 1913, p. 75.
2. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen* de Keibel et Mall, t. II, p. 498, 1911.

passé dans les organes lymphoïdes. L'observation directe ne nous apprend qu'une chose : le lymphocyte abonde dans les organes à cytoplasma commun et à très fin réticulum. Une fois que le lymphocyte a pris naissance par fonte d'une portion du cytoplasma commun, le réticulum très délié persiste dans le mince corps cellulaire, et, aux points nodaux, on rencontre des granulations ou des filaments qui, après fixation et coloration spéciales, se comportent comme des mitochondries. Au point de vue biologique se pose le problème suivant : même après s'être détaché du complexus originel, le noyau du lymphocyte peut se diviser par voie mitosique; il est donc bien vivant. Mais le lymphocyte ou les jeunes lymphocytes sont-ils capables de s'accroître et d'acquérir un corps cellulaire volumineux? S. Minot le pense. Cependant Ehrlich, Israël, moi-même, nous n'avons jamais pu constater le fait. Tout au contraire, il est aisé d'observer dans le mince corps cellulaire du lymphocyte, des vacuoles semblables à celles qui se produisent dans le cytoplasma commun qui donne naissance aux lymphocytes. A mon avis, la vacuolisation du lymphocyte n'est que la suite de l'hydratation et de la liquéfaction qui débutent dans le cytoplasma commun; ensuite le mince corps cellulaire disparaît par fonte, pendant que le noyau subit la dégénérescence hémoglobique et se transforme en hématie. (Voir la preuve expérimentale dans notre mémoire cité.)

Comment se fait-il que les mésamœboïdes immigrés dans la moelle osseuse ne produisent, dans les conditions normales, que des leucocytes granuleux et, dans certaines circonstances pathologiques, des lymphocytes? Aucune explication plausible n'est satisfaisante. En ce qui concerne, d'autre part, la nature des granulations, regardées comme spécifiques, leur histoire est des plus obscures. Par l'histogenèse, il est cependant possible de déterminer les points suivants : les tissus qui donnent naissance aux leucocytes granuleux, possèdent un cytoplasma caractérisé par un réticulum basophile. A mesure que l'hyaloplasma se fluidifie et que certains filaments du réticulum se désagrégent, la portion du cytoplasma qui se détache avec le noyau montre la même désagrégation du réticulum basophile. Ces granulations, d'abord basophiles, ne tardent pas à présenter des affinités pour d'autres colorants dits acides. Je ne puis, pour ma part, m'expliquer autrement la filiation des diverses espèces de granulations.

Je croirai tous les miracles que l'on voudra; mais en ce qui concerne l'évolution de la matière vivante, je n'accepterai que les hypothèses que je pourrai vérifier par l'observation et l'expérimentation. « Il y a un va-et-vient continuel de globules blancs à travers le thymus, écrit Salkind » (*Anat. Anzeiger*, t. XLI, p. 148, 1912) : tous proviendraient, d'après cet auteur, du tissu conjonctif proliférant et envahissant l'ébauche épithéliale de

cet organe. Salkind oublie de nous renseigner sur le sort de l'ébauche épithéliale; pour quelles raisons l'épithélium cesse-t-il d'évoluer et a-t-il besoin de disparaître : Comment se fait-il que le tissu conjonctif seul soit capable, *à partir d'un certain stade*, de proliférer alors qu'à l'origine, c'est l'épithélium qui, en se multipliant, a formé l'organe? Par quel processus, les cellules conjonctives se détachent-elles du complexus conjonctif pour devenir libres? Tant que Salkind ne m'aura pas indiqué la méthode qui me permette de contrôler ces faits, mon esprit demeurera incrédule à ses descriptions.

Dans les organes vasculaires où le courant lymphatique ou sanguin amène les diverses variétés de leucocytes, il est difficile, sinon impossible, de se prononcer sur l'origine de ces éléments. Bien plus favorables pour l'étude sont les organes non vasculaires qui représentent des territoires cellulaires pleins et qui préexistent à des cavités futures (bourses muqueuses, cavités articulaires ou péri-tendineuses); en ces points, comme dans les follicules des ganglions lymphatiques, il est facile de voir apparaître des vacuoles dans le cytoplasma plein; l'hyaloplasma se fluidifie, puis la charpente réticulée se désagrège pour mettre en liberté des noyaux entourés d'un reste de protoplasma. C'est là, à mon avis du moins, le processus général qui préside au développement des leucocytes. Les tissus essentiellement leucopoiétiques sont ceux qui, comme la moelle osseuse et les organes lymphoïdes, se montrent constitués par des amas de cellules réunies en complexus. Dans les organes à substance intercellulaire, il s'en produit également, mais en bien moindre proportion.

Que les courants lymphatique ou sanguin en amènent également par transport mécanique, le fait est indubitable; mais il ne nous apprend rien sur l'origine et la valeur cellulaire de ces éléments. Le leucocyte n'est pas un élément spécifique; c'est un reste cellulaire qui prend naissance dans tous les organes, dans tous les tissus dont les parties constituantes disparaissent par régression et par fonte cellulaire.

II. HÉMATIES. — Plusieurs fois déjà, j'ai dû revenir sur l'historique des hématies; comme pour les leucocytes, je n'ai trouvé le plus souvent, à la place de faits positifs, que des mots barbares ou des termes d'école qui, au lieu de résoudre la question, ne faisaient que l'embrouiller. Je suis heureux que d'autres histologistes partagent à cet égard ma manière de voir. Félix, par exemple (*Anatom. Anzeiger*, 19 avril 1912, t. XLI, p. 140), constate, comme moi, combien il devient malaisé de lire un travail d'hématologie tant est grande la confusion des choses et des langues.

Les premières hématies qui apparaissent chez l'embryon sont volu-

1. *Journal de l'anatomie*, 1901, p. 671 et 1906, p. 61.

mineuses, nucléées; elles correspondent aux hématies nucléées des Ovipares (*métrocytes* de 1re génération, *hématies primordiales* des auteurs). Dans l'anémie de l'adulte, on retrouve des formes semblables (*gigantoblastes* ou *mégaloblastes*). Chez l'embryon plus âgé, se développent des hématies nucléées de moindre volume (*métrocytes de 2e génération*, *érythoblastes*, *protohématoblastes*, hémoblastes[1], *prohémoblastes*, *normoblastes*, *hématies secondaires*, etc.). Enfin survient chez le fœtus pour représenter la forme définitive, l'*hématie anucléée*, dite *normocyte, érythrocyte*, *plastide* ou *érythrocyte*.

Les hématologistes font dériver ces diverses formes les unes des autres : les hématies nucléées de grandes dimensions produiraient, par divisions, les hématies nucléées de moindre taille, et, ces dernières, par perte de leur noyau deviendraient des hématies semblables à celles de l'adulte. Chez ce dernier, les hématies se développeraient d'après le processus que nous venons d'esquisser (voir plus loin).

Les hématies des Mammifères adultes méritent d'être envisagées sous trois aspects, celui de la *forme*, celui de la *structure* et celui de la *valeur* ou *équivalence cellulaire*.

A. *Forme*. — Selon S. Minot, les mésamœboïdes primitifs seraient également la souche des globules rouges ou hématies. Ils émigreraient, pendant la période embryonnaire, dans les organes hématopoiétiques (foie, organes lymphoïdes et moelle osseuse) pour y constituer la source de toutes les hématies de l'adulte. Comme S. Minot admet que l'hématie du Mammifère adulte, c'est-à-dire anucléée, a une origine cytoplasmique, il continue à la désigner sous le nom de *plastide*, expression qu'il a proposée en 1890 pour indiquer la provenance intra-cellulaire de l'hématie. Les hématies de l'embryon humain, dit S. Minot (*loc. cit.*, p. 494) sont sphériques. A mesure que celles-ci meurent, il en apparaît d'autres campanuliformes, plus petites, mais toujours nucléées. Ensuite le noyau lui-même disparaît et l'on n'observe plus dans le sang circulant que des hématies campanuliformes. Sur un fœtus humain de huit mois, bien fixé dans le liquide de Zenker, continue S. Minot (*loc. cit.*, p. 509), les hématies ou plastides ont la forme de disques minces, sans noyau; l'un des bords en est convexe et l'autre concave. Dans les figures 359 et 360, il en représente deux, telles que je les ai figurées dès 1901 avec un croissant hémoglobique et un ménisque anhémoglobique contenu dans la concavité du croissant; la forme en est *globuleuse*.

En réalité, nous avons affaire à un élément sphérique ou hémisphérique. Depuis 1901, nous avons soutenu qu'à l'origine l'hématie est sphérique et qu'ensuite elle devient hémisphérique, puis lenticulaire

1. Ne pas confondre avec *hématoblastes* qui représentent les *globulins* de Donné, les *plaquettes sanguines* de Bizzozero.

par perte de son ménisque anhémoglobique. Nous avons montré dans quelles conditions on observe l'hématie discoïde ou sphérique[1] : les hématies des Mammifères sont des corpuscules de consistance gélatineuse ou pâteuse qui, suspendus dans le plasma sanguin, tendent à prendre et à conserver la forme sphérique; dès qu'au sortir du vaisseau, elles touchent un corps solide ou bien lorsqu'on les recouvre d'une lamelle ou qu'on les dessèche, elles s'aplatissent et prennent la forme de disques plus épais sur les bords qu'au centre. Pour observer la forme et les dimensions *réelles* des hématies, il faut recevoir le sang coulant dans un liquide qui les fixe avant qu'elles soient déformées ou bien encore plonger le vaisseau sanguin ou l'organe qui le contient dans un liquide fixateur. Dans ces conditions, on observe des hématies de forme sphérique, hémisphérique ou lenticulaire. L'hématie se compose d'une portion hémoglobique en forme de nacelle ou de cupule dont la concavité contient le ménisque anhémoglobique.

Les classiques sont unanimes à attribuer à l'hématie des Mammifères adultes la forme d'un disque, d'une cloche ou d'une demi-lune. Ils ne distinguent pas plusieurs variétés quant à la forme. Malgré ces descriptions, je continue à soutenir que mes constatations répondent seules à la réalité. En voici la preuve que j'emprunte aux auteurs eux-mêmes.

V. von Ebner[2] représente dans la figure 1331 en *cc* les hématies telles que je les ai décrites et figurées en 1901 : ce sont des sphères ou des hémisphères constitués par une portion hémoglobique en croissant et contenant un ménisque anhémoglobique.

Si Stöhr[3] leur attribue la forme de cloches, c'est qu'il a procédé dans le mode de préparation de façon à détruire le ménisque anhémoglobique ou bien il n'a pas coloré les hématies, de sorte que le ménisque *anhémoglobique* échappe à la vue.

1. *Retterer*, Recherches expérimentales sur les ganglions lymphatiques, *C. R. Soc. Biol.*, 1900, p. 1123, et *C. R. Assoc. des Anatomistes*, 3ᵉ session, 1901; Structure et développement des ganglions lymphatiques, *Journ. de l'anat.*, 1901, p. 473. — De la forme des hématies et de leurs parties constituantes, *C. R. Soc. Biol.*, 16 juin 1906, p. 1003. — De la valeur cellulaire des hématies des Mammifères et de l'origine de leurs parties constituantes, *ibid.*, 30 juin 1906, p. 1103. — Des hématies du Chat et de leurs parties constituantes, *ibid.*, 7 juillet 1906. — De la forme, de la taille des hématies humaines et de leurs parties constituantes (avec G. Tilloy), *ibid.*, 21 juillet 1906, p. 111. — Des hématies des Mammifères, *Journal de l'anat.*, 1906, p. 567, et *ibid.*, 1907, p. 53. — Forme et dimensions des hématies, *C. R. Soc. Biol.*, 12 décembre 1908, p. 595; *Journal de l'anat.*, 1910, p. 213, 340 et 586.

Retterer et Lelièvre, Structure des hématies nucléées, *C. R. Soc. Biol.*, 9 janvier 1909, p. 15. — Structure des hématies des Mammifères adultes, *ibid.*, 16 janvier 1909, p. 67. — Origine et valeur cellulaire des hématies des Mammifères, *ibid.*, 15 janvier 1910, p. 101. — Procédé simple pour voir que le ganglion lymphatique fabrique des hématies, *ibid.*, 22 janvier 1910, p. 101.

2. *Kölliker's Handbuch*, 1902, t. III, p. 728.

3. *Lehrbuch der Histol.*, 14ᵉ édit., 1910, p. 119.

Regaud[1], après avoir fixé un testicule de Rat dans le formol à 20 p. 100 et après coloration des coupes par l'hématoxyline au fer, a représenté les hématies contenues dans une artériole (fig. 7, p. 694). « Toutes les figures, dit Regaud ont été dessinées à la chambre claire. » Or, ces figures reproduisent la forme *sphérique* des hématies que j'ai décrite et représentée chez l'homme et le cobaye. (*Journal de l'anatomie*, 1906, pl. VIII.)

R. Krause[2], après avoir étalé le sang sur lame et après l'avoir desséché, figure des hématies humaines avec une forme sphérique, bien que, dans le texte, il parle d'hématies campanuliformes.

Dans mes premières publications déjà (1901) j'ai montré qu'après les saignées ou le mauvais état général, les hématies deviennent moins résistantes; elles sont alors tellement vulnérables qu'elles prennent dans les préparations les formes les plus étranges. Depuis cette époque on a signalé de nombreux faits analogues et on les attribue à l'influence des microbes ou toxines circulant dans le sang. Qu'il me suffise de citer un seul exemple.

Pour Langeron[3], les hématies normales sont discoïdes, tandis que les hématies en demi-lune correspondent à des hématies pathologiques. Ayant rencontré des hématies en demi-lune chez des Rats, il en cherche la cause. Les préparations et les dessins qu'il en donne « représentent l'aspect de certains frottis ». Les hématies « sont réduites à un mince arc de cercle, lorsque la bande cytoplasmique qui réunissait les deux cornes du croissant a été arrachée par la confection du frottis. Entre ces deux extrêmes on trouve toute une série de globules, d'abord plus ou moins hypertrophiés et déformés, puis vacuolaires, puis semi-lunaires à vacuole ouverte ou fermée et à bord externe quelquefois frangé. »

Langeron attribue les hématies semi-lunaires à l'intoxication saturnine chronique dont étaient atteints les Rats. Il les a ensuite provoquées expérimentalement sur le Cobaye. Les hématies n'étant que des dérivés cellulaires et surtout nucléaires (Voir plus loin), il est certain que les animaux en mauvais état de nutrition possèdent des hématies très altérables. Le mode de préparation (frottis) a eu pour effet d'enlever le ménisque anhémoglobique, de sorte que le croissant hémoglobique persistait seul avec les cornes, plus ou moins écartées, déformées ou arrachées.

B. *Structure*. — Pour élucider la structure des hématies des Mammifères, j'ai repris, avec M. Lelièvre, l'étude comparée des hématies des Mammifères et des Ovipares (Voir *notes citées*, 9 et 16 janvier 1909).

1. Les Mitochondries, *Revue de médecine, volume jubil.*, pour Lépine, 1911, p. 681.
2. *Kursus der normalen Histol.*, pl. 32, fig. 82, p. 206, 1911.
3. Hématies en demi-lune dans le sang du rat et du cobaye, *C. R. Soc. Biol.*, 18 mars 1911, p. 434.

Après fixations variées, nous les avons surtout colorées à l'hématoxyline au fer.

Les hématies *sphériques* des Mammifères possèdent la structure d'un noyau cellulaire au repos (charpente basophile à grosses trabécules reliées entre elles par un fin réticulum); les hématies *hémisphériques* montrent un croissant intérieur, une sorte de nacelle à double contour qui se colore en masse; les éléments figurés qu'on y distingue se réduisent à des granules. La concavité du croissant est remplie par une sphère ou ménisque clair, parsemé de granules très fins et isolés.

Dans les hématies *lenticulaires*, on voit un arc intérieur très mince, formé de granules serrés.

Nous avons conclu de cette étude : les hématies *sphériques* et *hémisphériques* des Mammifères adultes possèdent une charpente réticulée et nucléaire, en partie basophile, et, rappelant celle d'un noyau cellulaire. A mesure que l'hématie vieillit (hématie *lenticulaire*), le réticulum se résout en granulations acidophiles qui se confondent avec la masse amorphe et acidophile de l'hématie.

Dès 1906, j'ai soutenu, de par le développement, l'origine nucléaire de l'hématie des Mammifères; elle explique la constatation faite par Rudzicka[1] : par des méthodes chimiques, cet auteur a montré que la substance du globule rouge présente toute les réactions de la nucléine. Sous l'influence de la digestion artificielle, la trame ou réticulum de l'hématie se comporte comme celle d'un noyau.

L'étude de la seule hématie, *adulte*, n'a abouti qu'à des confusions : pour Schilling-Torgau[2], par exemple, l'hématie est une cellule très compliquée et se compose : 1° d'un corps cellulaire entouré d'une membrane ectoplasmatique; 2° d'un corpuscule capsulaire en forme de tête de champignon; 3° d'une sphère ou corpuscule vitré avec des centrosomes; 4° d'un noyau de la nature des plaquettes sanguines. Le corps cellulaire montre un réticulum dont les trabécules principales ont une disposition radiée et dont les mailles contiennent l'hémoglobine.

Ces multiples détails descriptifs et les particularités tinctoriales de l'hématie (rapportés par cet histologiste) témoignent d'une grande patience. Mais l'interprétation qu'il en donne soulève de nombreuses objections. De quel droit assimile-t-il les corpuscules de l'hématie adulte au noyau ou à la sphère d'une cellule entière? Quelle preuve donne-t-il en faveur de son hypothèse que le corps de l'hématie est l'équivalent du corps cellulaire d'une cellule? J'ai souvent demandé aux hématologistes de m'éclairer sur le processus qui préside au rape-

1. *Biol. Centralblatt*, 1907, p. 496.

2. Struktur der vollständigen Säugethiererythrocyten, *Anat. Anzeiger*, t. XL, p. 289, 1911.

tissement de la cellule formative de l'hématie; comment un élément de 10 à 12 μ prend-il tout à coup la taille de 5 μ ou moins chez les Mammifères? Les faits d'observation n'appartiennent au domaine scientifique que lorsqu'ils ont été pesés et mesurés, et en ce qui concerne la biologie, ils ont besoin d'être reliés les uns aux autres, car le caractère de la matière est d'évoluer et de se transformer incessamment.

C. *Valeur ou équivalence cellulaire de l'hématie du Mammifère adulte.* — Il y a douze ans que j'ai tenté d'établir expérimentalement que l'hématie du Mammifère adulte et bien portant n'est que le noyau modifié d'une cellule.

C'est par l'histogénèse et l'expérimentation que je suis arrivé à déterminer la valeur nucléaire de l'hématie nucléée des mammifères adultes et bien portants. Les figures que publient les auteurs confirment mes conclusions. A. v. Decastello et Krjukoff, par exemple, représentent (pl. VIII, fig. 93 et 96 du travail cité dans *Ce Journal*, 1912, p. 232) des cellules hématiformatives (*hémoblastes* ou *prohémoblastes*) et les formes intermédiaires (*normoblastes*) qui les relient aux hématies des mammifères. Les hémoblastes ont la forme et la structure de lymphocytes : gros noyau avec un peloton nucléaire et un très faible corps cellulaire. Lors de la transformation de l'hémoblaste en normoblaste, les filaments du peloton nucléaire se condensent et forment une masse cohérente, tandis que le corps cellulaire se rapetisse et disparaît sur presque tout le pourtour du noyau. Comment, dans ces conditions, l'hématie peut-elle provenir du corps cellulaire? Ou bien le noyau pycnotique refait un nouveau corps cellulaire ou bien les faibles restes de cytoplasma se peuvent régénérer malgré la sénescence du noyau. Comment, d'autre part, ce corps cellulaire de 1 ou 2 μ pourrait-il, après perte du noyau par atrophie, résorption ou expulsion, prendre une forme sphérique hémisphérique? Si le reste du corps cellulaire du normoblaste donnait naissance à une hématie discoïde, elle serait percée d'un trou. Les théories classiques non seulement sont contradictoires, mais aucune n'est satisfaisante. Si, par contre, on admet la conclusion à laquelle je suis arrivé par mes études histogénétiques et expérimentales, toutes ces difficultés s'évanouissent, et l'on arrive à une explication rationnelle des faits évolutifs. Je me borne à rappeler l'expérimentation suivante que j'ai faite avec M. Lelièvre (*Soc. Biol.*, 22 janvier 1910, p. 100), sur les ganglions inguinaux de Cobayes *à la naissance* ou *1 ou 2 jours après la naissance*. Après fixation précise et colorations appropriées, on constate que la plus grande partie du ganglion est constituée par un tissu conjonctif jeune au stade d'un syncytium cellulaire : le cytoplasma commun, qui est cloisonné par un réticulum basophile, forme les *follicules* ou *nodules* de l'organe. Au pourtour des nodules existent des

sinus caverneux et *périphériques*. Sur les confins des sinus, il est facile d'étudier le mode de développement des hématies et de déterminer lesparties de la cellule qui leur donnent naissance : on voit nombre de noyaux du tissu encore réticulé présenter une grande affinité pour l'éosine-orange-aurantia et se teindre en rouge ou rouge-orangé. Cependant ces noyaux qui sont en place, c'est-à-dire qui occupent les points nodaux du réseau cellulaire, continuent à être parsemés de granulations basophiles que colore l'hématoxyline. Ces noyaux ont donc commencé à subir la transformation hémoglobique dans les cellules du ganglion ayant conservé leurs connexions naturelles. En étudiant, sur les coupes dans la paraffine, ces territoires qui ont subi cette évolution, on se rend compte de la façon dont ces noyaux sont mis en liberté, l'hyaloplasma du corps cellulaire devient vacuolaire, les filaments du réticulum cytoplasmique se désagrègent et le noyau hémoglobique se trouve libre dans les sinus périphériques ou caverneux.

Ces observations prouvent que l'hématie du Mammifère adulte est un noyau transformé; elles nous expliquent la taille et la forme initiale de l'hématie qui sont celles d'un noyau cellulaire.

Tant qu'on regardera les éléments figurés de la lymphe et du sang comme des éléments cellulaires dont l'origine et la valeur protoplasmique sont distinctes de celles des autres cellules de l'organisme, on ne pourra pas aborder ni résoudre la question de la place ou du rang qu'occupent la lymphe et le sang parmi les tissus. A mon avis, les leucocytes et les hématies sont des restes cellulaires et nucléaires; ces éléments sont donc subordonnés aux cellules réunies en tissu. Si certains des leucocytes se divisent encore par voie mitosique, leurs descendants sont incapables de former un tissu nouveau; ils régressent. Bien plus, aucune des théories n'a jamais su nous dire d'où vient la partie *vivante* du plasma lymphatique ou sanguin. Ce plasma reconnait une double origine : des substances fluides ou amorphes qui le constituent, les unes viennent du dehors (par le tube digestif), les autres sont un produit de l'organisme et c'est de ces dernières que les plasmas lymphatique et sanguin tiennent leur vitalité. A diverses reprises, nous avons dans *Ce Journal* (1906, p. 567; *ibid.*, 1907, p. 131, et *ibid.*, 1912, p. 204 et 226) insisté sur ce point[1] : les parties vivantes de la lymphe et du sang proviennent de la fluidification constante dont est le siège le protoplasma des cellules et des tissus. Les leucocytes et les hématies en représentent les restes cellulaires et nucléaires, tandis que le protoplasma fluidifié non seulement devient plasma lymphatique et sanguin, mais garde quelques-uns des caractères des cellules qui leur ont donné

1. Voir pour les détails *Ce Journal*, 1913, p. 75.

naissance. Bichat accordait une certaine vitalité aux fluides : « le chimiste qui veut analyser les fluides n'en a que le cadavre, comme l'anatomiste n'a que celui des solides qu'il veut disséquer ». Mais quel est leur degré de vitalité? ont-ils une vie propre? En ce qui concerne leurs éléments figurés (leucocytes, hématies), nous savons que la variété de leucocytes dépend du tissu formateur et de l'état de l'organisme; le nombre des hématies, leur richesse en hémoglobine, leur résistance, etc., sont en rapport avec l'âge et la nutrition générale. Ils ont la vitalité qu'ils ont empruntée à leurs éléments formateurs. Il en est de même des plasmas lymphatique et sanguin : l'introduction de substances étrangères (sang, lait, bacilles, toxines ou poisons inorganiques) éveille de la part du sujet inoculé une réaction cellulaire qui aboutit à la formation d'antitoxines, d'agglutinines, de lysines, etc., modifiant profondément le plasma ou le sérum de la lymphe et du sang. Ces fluides n'ont pas de vie propre; leurs éléments figurés et amorphes tiennent leur vitalité des cellules et des tissus qui les ont élaborés; les propriétés et les caractères que possèdent ces fluides varient selon l'état des cellules et des tissus dont ils descendent. Ces faits me semblent confirmer mes conclusions antérieures (*loc. cit.*, 1907, p. 131) : *l'hérédité et les conditions de milieu déterminent les qualités et la valeur de la lymphe et du sang.*

Conclusion. — 1° Les globules blancs ou leucocytes, sont des cellules qui, étant devenues libres par perte d'une portion cytoplasmique, représentent des portions de cellules et non point ces cellules entières. Le noyau des lymphocytes se transforme chez les Mammifères en hématie; les autres leucocytes disparaissent par dégénérescence et fonte.

2° Les globules rouges ou hématies des Mammifères adultes sont, à l'origine, *sphériques* ou *hémisphériques* et deviennent lenticulaires ou semi-lunaires par perte de leur ménisque anhémoglobique.

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

XLIXe ANNÉE, 1913. N° 2. — MARS-AVRIL

Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

G. LOISEL
Directeur du Laboratoire d'Embryologie générale à l'Ecole des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Toulouse.

SOMMAIRE

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro.. 6 fr. »
Un an, pour Paris.. 30 »
— pour les départements et l'étranger.......................... 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique*.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la Librairie Félix Alcan, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

Recherches sur l'ossification des Os des Membres chez l'Homme

Par le Dr A. PUYHAUBERT

[PLANCHES IV A XIII.]

Depuis le travail fondamental de Rambaud et Renault, qui sert encore de base pour étayer nos connaissances classiques sur le développement des os, et l'apparition des points d'ossification des épiphyses, il n'a été fait, à notre connaissance, aucun travail d'ensemble. Nous avons depuis quelques années essayé de rassembler les matériaux nécessaires pour reprendre cette étude. Nous avons même fait paraître dans la thèse de deux de nos élèves quelques résultats concernant l'ossification des os du carpe et des os du tarse, et nous sommes aujourd'hui à même de pouvoir faire connaître nos recherches sur les ossifications des différents segments des membres.

Dans ce travail nous ne donnerons momentanément que l'étude de l'ossification qui se poursuit après la naissance; elle est peut-être la plus intéressante, puisqu'elle comprend celle des points épiphysaires. A la suite de ce travail nous ferons l'étude de la soudure des points épiphysaires et une étude de l'apparition des points épiphysaires tardifs (après la quinzième année). Enfin postérieurement nous étudierons l'évolution des points diaphysaires des os des membres, recherches exigeant des matériaux parfois difficiles à se procurer en quantité suffisante pour pouvoir tirer de leur examen des conclusions sérieuses.

A la méthode des coupes, dont nous ne contestons pas la valeur, nous avons substitué celle de l'examen radiographique des os.

Elle offre, sur la première, des avantages incontestables : possibilité d'avoir sous les yeux rapidement les parties ossifiées de plusieurs os, permettant de gagner un temps considérable ; possibilité d'opérer sur un nombre plus grand de sujets et de neutraliser ainsi les causes d'erreur qui sont inévitables quand on a affaire à des variations individuelles aussi fréquentes que celles de l'époque d'apparition des points d'ossification. L'examen radiographique du squelette nous révèle, surtout sur le cadavre frais, la moindre parcelle osseuse. A peine des grains de substance osseuse ont-ils fait leur apparition dans le cartilage qu'une tache noire marque sur l'épreuve photographique leur présence. Enfin cette méthode a donné déjà lieu à quelques travaux intéressants de l'École lyonnaise particulièrement, et de l'École allemande.

Tout comme Rambaud et Renault l'avaient fait, notre travail sera un exposé de faits et non un ouvrage de critique des travaux parus sûr cette intéressante question du développement du squelette des membres. Nous ne tirerons de conclusions qu'autant que nos documents nous le permettront. Nous ne voulons pas ici détruire les faits établis par d'autres, et nous respecterons les hypothèses d'autrui, tout en faisant une large place à celles que nos recherches ont pu nous suggérer. Du reste notre travail ne peut être qu'une étape dans la connaissance du développement des membres, et c'est à la faveur de l'anatomie comparée et peut-être un peu de la connaissance des variations pathologiques du squelette que nous pourrions, en fait d'étude du squelette des membres, comme en fait de système nerveux, élucider certaines questions.

Nous allons donner successivement dans deux chapitres l'étude de l'ossification du membre supérieur et celle de l'ossification du membre inférieur. Enfin, dans un troisième chapitre, nous envisagerons en quoi nos recherches nous permettent de penser à des analogies des diverses pièces de ces segments, et tirerons quelques conclusions générales de ce travail.

MEMBRE SUPÉRIEUR

I. — Ossification des segments osseux des doigts.

État de l'ossification à la naissance. — Quand on examine à l'aide des rayons X le squelette des doigts d'un enfant nouveau-né, on constate que tous les segments digitaux ont leur point diaphysaire déjà très développé. Il esquisse déjà la forme ultérieure de l'os adulte. Ces segments diaphysaires ossifiés sont déjà, comme dimensions, proportionnels entre eux à ce qu'ils seront plus tard; ils sont séparés par des espaces clairs, qui divisent chaque rayon digital en trois segments diaphysaires pour les phalanges, phalangines et phalangettes. Ces trois segments de chaque rayon ont sensiblement la même forme; ils présentent (fig. 1) une extrémité inférieure arrondie qui représente la tête du segment et une base, ou extrémité supérieure élargie, donnant à l'ensemble l'aspect d'un tronc de cône, dont l'extrémité inférieure est légèrement renflée en massue, surtout pour le segment diaphysaire de la phalangette.

Ces segments se distinguent des segments diaphysaires métacarpiens sus-jacents (fig. 1) par leur forme; ceux-ci ont la forme d'un cylindre avec deux extrémités légèrement renflées, mais nullement arrondies, en ce qui concerne l'extrémité inférieure, et en cela nullement semblables à la tête d'une phalange.

La première phalange du pouce a exactement la forme de la phalange des doigts, et la deuxième phalange du pouce a la forme du troisième segment, ou phalangette des doigts. La première phalange du pouce ne ressemble nullement comme forme au segment supérieur du même doigt, dit métacarpien du pouce, ce dernier ressemblant à cette étape de son ossification à un des autres métacarpiens (fig. 1).

Ceci dit pour l'état des points d'ossification diaphysaire à la naissance, voyons ce qui se passe dans le cours de la première année de la vie. Nous n'envisagerons pour le moment que ce qui

concerne les segments des quatre derniers doigts, et réserverons, à l'étude de l'ossification des segments du pouce, une place après l'étude de l'ossification des métacarpiens.

Modifications survenues pendant la première année. — Nous avons examiné treize mains se rapportant à des enfants de six mois à un an. Dans un seul cas nous avons trouvé chez un enfant de sept mois tous les points épiphysaires apparus, mais il s'agissait dans ce cas d'un enfant atteint de malformations multiples, ce qui expliquait peut-être suffisamment cette précocité d'ossification.

Si pendant la première année, en règle générale, il n'apparaît aucun des points épiphysaires des phalanges, les points diaphysaires se développent rapidement au point de doubler de dimensions en un an.

Modifications survenues pendant la seconde année. — Sur trois mains d'enfants de un an nous retrouvons dans un cas le point épiphysaire de la phalange du médius qui commence à se développer.

Sur trois mains d'enfants de quatorze mois nous n'avons aucun point d'ossification épiphysaire.

Sur trois mains d'enfants de seize mois nous avons dans un cas l'apparition très nette des points épiphysaires des phalanges du médius et de l'annulaire.

Sur une main d'enfant de dix-sept mois, nous retrouvons les points épiphysaires des phalanges du médius et de l'annulaire, et à peine visibles ceux des phalangines des mêmes doigts.

Sur trois mains d'enfants de dix-sept mois et dix-huit mois nous n'avons aucun point d'ossification épiphysaire.

En somme, au cours de la deuxième année de la vie, l'apparition des points épiphysaires des segments des doigts est la grande exception. Quand elle se fait, c'est généralement au niveau de la phalange du médius et de l'annulaire qu'elle débute.

Modifications survenues pendant la troisième année. — Sur cinq mains d'enfants de deux ans nous trouvons apparus les points épiphysaires des phalanges dans trois cas. Dans ces trois cas existent les points des quatre derniers doigts avec prédominance pour le médius et l'annulaire (fig. 2). Dans deux cas seulement, existent les points épiphysaires des phalangines de l'index du médius et de

l'annulaire, et dans un seul cas le point des phalangettes du médius et de l'annulaire.

Sur trois mains d'enfants de deux ans et demi, nous avons :

Tous les points épiphysaires des phalanges;

Tous ceux des phalangines, excepté celle de l'auriculaire dans les trois cas et de l'index dans deux cas ;

Les points épiphysaires des phalangettes du médius et de l'annulaire dans un cas.

En examinant maintenant cinq mains d'enfants de trois ans, nous trouvons constamment apparus les points épiphysaires des phalanges; l'ossification qui auparavant semblait prédominer sur le médius paraît maintenant se faire de façon décroissante de l'index à l'auriculaire. Les points des phalangines sont à cet âge moins constants que ceux des phalanges, ils sont d'apparition plus récente et de volume moindre. Celui de la phalangine de l'index manque encore dans un cas, et celui de la phalangine de l'auriculaire dans trois cas.

Les points d'ossification des phalangettes existent dans quatre mains sur cinq à trois ans au niveau du médius et de l'annulaire, mais n'existent pas au niveau de l'index et de l'auriculaire. Enfin il n'y a, dans un cas, aucun point d'ossification des phalangettes.

En somme nous voyons que l'apparition des points épiphysaires des phalanges est régulière et constante dans la première moitié de la troisième année; celle des points épiphysaires des phalangines dans la seconde moitié et celle des points épiphysaires des phalangettes est encore inconstante pour le médius et l'annulaire, et l'exception pour les autres doigts (fig. 3).

Modifications survenues pendant la quatrième année. — Sur cinq mains d'enfants âgés de trois ans et demi, le point épiphysaire de la phalangine de l'auriculaire manque quatre fois, et celui de la phalangine de l'index une fois; ce dernier apparaît à peine dans un autre cas.

Sur ces cinq mains, les points des phalangettes du médius et de l'annulaire sont constants, mais celui de la phalangette de l'index manque dans deux cas, et celui de la phalangette de l'auriculaire dans quatre cas.

Sur six mains d'enfants âgés de quatre ans, nous trouvons les particularités suivantes :

Les points des phalanges sont constants;

Ceux des phalangines du médius et de l'annulaire sont également constants;

Celui de la phalangine de l'index manque dans un cas, et celui de la phalangine de l'auriculaire dans deux cas;

Ceux des phalangettes de l'index du médius et de l'annulaire sont constants; ceux de la phalangette de l'auriculaire manquent encore dans deux cas.

En somme pendant la quatrième année apparaissent généralement les points épiphysaires des phalangines de l'annulaire et de l'auriculaire, mais leur apparition n'est pas encore constante. A cette époque apparaissent généralement aussi les points épiphysaires des phalangettes, de façon constante pour l'index, le médius et l'annulaire, dans la moitié des cas seulement pour l'auriculaire.

Modifications survenues pendant la cinquième année. — Sur quatre mains se rapportant à des enfants de quatre ans et demi, nous retrouvons : les points épiphysaires des phalanges; les points épiphysaires des phalangettes; les points épiphysaires de la phalangine.

Celui de l'auriculaire manque encore sur une main, et apparaît à peine dans un autre cas.

Le point épiphysaire de la phalangine de l'index est toujours moins développé que celui de la phalangette correspondante (fig. 5).

Sur neuf mains d'enfants de cinq ans, nous retrouvons dans sept cas tous les points d'ossification des phalanges, phalangines et phalangettes.

Dans un cas manque le point d'ossification de la phalangine et dans l'autre celui de la phalangette de l'auriculaire.

Ossification des segments digitaux après la cinquième année. — A partir du début de la sixième année la non-apparition des points épiphysaires est une exception, et c'est ainsi que sur six mains d'enfants de cinq ans et demi nous avons noté une seule fois l'absence du point épiphysaire de la phalangine de l'auriculaire. A partir de six ans révolus la présence de tous les points épiphysaires était constante sur toutes les mains examinées.

Un seul point apparaît après la septième année au niveau des doigts, c'est celui des sésamoïdes; quand ils existent leur ossification est contemporaine de celle des sésamoïdes du pouce, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Nous résumons dans les tableaux ci-dessous ce que nous devons conclure de nos recherches au point de vue de l'époque d'apparition des points épiphysaires des phalanges, phalangines et phalangettes.

		Époque d'apparition.
Phalanges...	Index..............	2 ans.
	Médius...........	18 mois à 2 ans.
	Annulaire........	18 mois à 2 ans.
	Auriculaire.......	2 ans à 2 ans 1/2.
Phalangines.	Index.............	3 ans à 5 ans.
	Médius...........	20 mois à 2 ans 1/2.
	Annulaire........	20 mois à 2 ans 1/2.
	Auriculaire.......	3 ans 1/2 à 6 ans.
Phalangettes.	Index............	3 ans.
	Médius...........	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
	Annulaire........	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
	Auriculaire.......	3 ans à 6 ans.

La lecture du tableau ci-dessus nous permet de prendre la date moyenne d'apparition des points épiphysaires des divers segments de chaque doigt et de l'exprimer dans le tableau suivant.

	Apparition des points épiphysaires de :
18 mois à 2 ans.......	Phalange du médius.
	Phalange de l'annulaire.
2 ans à 2 ans 1/2......	Phalange de l'index.
	Phalange de l'auriculaire.
	Phalangine du médius.
	Phalangine de l'annulaire.
3 ans.................	Phalangette du médius.
	Phalangette de l'auriculaire.
3 ans 1/2.............	Phalangette de l'index.
	Phalangine de l'index.
4 ans.................	Phalangette de l'auriculaire.
	Phalangine de l'auriculaire.

Si nous lisons ce tableau dans l'ordre où il est écrit nous aurons énuméré les segments digitaux classés d'après l'ordre d'apparition de leur point épiphysaire.

Evolution morphologique de l'ossification épiphysaire. — Jusqu'ici nous n'avons envisagé l'ossification qu'en tant que date d'apparition des points épiphysaires. Il nous reste maintenant à envisager la forme des points d'ossification.

Ceux des phalanges débutent toujours sous la forme d'une lame d'os donnant, sur les épreuves radiographiques, un trait. A mesure que s'amplifie le centre ossifié la lame se développe en largeur et en épaisseur, mais garde toujours sa forme de lame (fig. 2, fig. 3, fig. 4). Vers l'âge de six à sept ans, la lame épiphysaire est à peu près aussi large que la base de la diaphyse, elle prend à partir de ce moment nettement la forme d'un disque concave du côté métacarpien, convexe du côté phalangien. Les dimensions des points épiphysaires phalangiens varient suivant le doigt considéré. Au début du développement c'est toujours le point épiphysaire de la phalange du médius qui l'emporte en dimensions, vient ensuite celui de l'annulaire et de l'index. A partir de l'âge de trois ans à quatre ans celui de l'index prend une forme un peu spéciale, son bord radial s'épaissit un peu plus vite que le bord cubital et cette formation paraît influer sur la direction du doigt, qui, comme on le sait, a un axe qui ne continue pas exactement celui du métacarpien correspondant, mais se dévie au contraire légèrement en dedans vers le médius (fig. 4). Cette particularité se rencontre sur le médius à un degré beaucoup moindre.

A partir du moment où le point épiphysaire de la phalange de l'index prend la particularité ci-dessus, on observe que l'épiphyse qui paraît la plus avancée dans son ossification est désormais celle de l'index ; viennent ensuite celles du médius, de l'annulaire et enfin de l'auriculaire.

Pour les phalangines, leur point épiphysaire apparaît d'abord sur celle du médius et de l'annulaire (fig. 3) sous la forme d'une lentille biconvexe. A mesure qu'ils se développent, ils gardent cette forme, qui est toujours dissemblable de celle des points épiphysaires phalangiens. Leur face supérieure, au lieu de devenir concave

comme celle des points phalangiens, a une tendance très accusée à devenir de plus en plus convexe (fig. 4), étant destinée à s'articuler avec une partie légèrement concave dans le sens transversal. Le point épiphysaire de la phalangine de l'auriculaire est pendant les premières années beaucoup moins développé que celui des phalangines des autres doigts. Il y a même un retard remarquable dans l'ossification de ce point (fig. 5), qui en général apparaît plus tard que le point épiphysaire de la phalangette correspondante et qui est moins précoce que lui dans le développement de sa forme.

Pour les phalangettes, le point épiphysaire apparaît sous la forme d'une petite sphère osseuse, qui prend rapidement une forme ovalaire dans le sens transversal (fig. 5). En se développant ensuite, sa face supérieure a une tendance à prendre une forme conique, image radiographique qui est due surtout à l'ossification plus rapide de la partie palmaire de l'épiphyse, comme on peut le voir sur des radiographies de profil.

En somme il est facile de distinguer, dans une épreuve radiographique, les points épiphysaires des phalanges, de ceux des phalangines et de ceux des phalangettes. Cette particularité, qu'on peut voir très nettement sur les figures 3, 4, 5, nous servira plus loin à reconnaître divers éléments composant le squelette du pouce humain.

II. — Ossification des métacarpiens.

Nous n'envisagerons pour l'instant, comme nous l'avons fait pour les phalanges, que l'ossification des quatre derniers métacarpiens, celle du métacarpien du pouce devant être étudiée à part dans le chapitre suivant.

Nous avons de même prudemment fait remarquer la différence d'ossification diaphysaire existant à la naissance entre les phalanges, phalangines ou phalangettes, et les métacarpiens; nous n'y reviendrons pas. Notons simplement cette particularité que, dans la première année de la vie, alors que ne sont pas encore apparus les points épiphysaires de l'extrémité inférieure des métacarpiens, l'extrémité supérieure du point diaphysaire, qui à la naissance

paraissait se terminer par une section à angle droit, s'arrondit et s'incurve très légèrement du côté palmaire (fig. 1, 2, 3).

Modifications survenues au cours de la deuxième année. — Sur quinze mains d'enfants de moins de un an que nous avons examinées à cet effet, nous n'avons jamais trouvé le point d'ossification des métacarpiens. Par contre, sur dix mains d'enfants ayant de un an à dix-huit mois, dans un seul cas nous trouvons les points d'ossification des deuxième, troisième, quatrième métacarpiens. Celui du cinquième n'existe pas encore.

Sur neuf mains d'enfants de dix-huit mois à deux ans, nous retrouvons deux fois les centres d'ossification épiphysaire des deuxième, troisième, quatrième métacarpiens, mais une fois seulement celui du cinquième.

Le plus développé paraît toujours être celui du métacarpien de l'index. A peu près aussi développé vient ensuite celui du métacarpien du médius. Quant à celui du métacarpien de l'annulaire, il est à peine visible dans les clichés ci-dessus, et on doit en conclure qu'il est un peu plus tardif dans son apparition que les deux précédents (fig. 2).

En somme on peut conclure que pendant la deuxième année l'apparition des points épiphysaires des deuxième et troisième métacarpiens est encore rare, que l'apparition des points épiphysaires des troisième et quatrième est l'exception.

Du côté de l'extrémité supérieure de la diaphyse, on observe un allongement en massue encore plus accusé que pendant la première année, et il arrive de remarquer, dans certains examens radiographiques de cette extrémité, une sorte d'encoche latérale qui peut donner l'impression d'un noyau épiphysaire soudé à la diaphyse.

Modifications survenues pendant la troisième année. — Nous avons examiné douze mains d'enfants âgés de deux ans à deux ans et demi : dans huit cas les centres d'ossification épiphysaire existaient pour les deuxième et troisième métacarpiens ; dans sept cas pour le quatrième, et dans six cas pour le cinquième. On observe toujours la même progression décroissante des dimensions en allant du métacarpien de l'index à celui de l'auriculaire.

Sur huit mains d'enfants de deux ans et demi à trois ans nous

retrouvons dans tous les cas les noyaux d'ossification des deuxième, troisième et quatrième métacarpiens. Le noyau d'ossification du cinquième métacarpien manque encore dans deux cas.

En somme c'est pendant la troisième année que font leur apparition normale tous les noyaux d'ossification épiphysaire des métacarpiens, ceux du métacarpien de l'index, et du médius devançant de quelques mois vraisemblablement celui du métacarpien de l'annulaire et de près d'un an celui du métacarpien du cinquième doigt (fig. 2 et 3).

Modifications survenues après la troisième année. — Sur douze mains d'enfants de trois ans à trois ans et demi nous retrouvons de façon constante les points épiphysaires des deuxième et troisième métacarpiens, mais celui du quatrième manque encore dans un cas, et celui du deuxième dans deux cas.

Enfin à partir de quatre ans et demi toutes les mains examinées nous ont montré la présence constante de tous les points épiphysaires, mais avec toujours la même remarque : ces points gardent des proportions décroissantes dans tous les cas, de l'index au cinquième doigt (fig. 7).

Nous pouvons donc résumer les faits ci-dessus dans le tableau donnant l'ordre d'apparition des points des divers métacarpiens :

	Apparition des points épiphysaires du :
2e métacarpien	1 an 1/2 à 2 ans 1/2.
3e —	1 an 1/2 à 2 ans 1/2.
4e —	2 ans à 3 ans.
5e —	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.

Morphologie des points d'ossification des métacarpiens. — Ces points apparaissent à leur début sous la forme d'une sphère de substance osseuse (fig. 2 et 3), qui contraste avec le point épiphysaire des phalanges qui est à peu près contemporain dans son évolution : tandis que ce dernier garde sa forme lamellaire en devenant concave au niveau de sa face supérieure, le point des métacarpiens reste sphérique (fig. 4, 5) jusqu'à un âge assez avancé (sept à huit ans). A ce moment les points les premiers apparus (fig. 5), c'est-à-dire ceux des deuxième et troisième métacarpiens,

prennent une forme légèrement ovoïde à grand axe transversal, mais ils ne sont pas encore aussi larges que l'extrémité du point d'ossification diaphysaire qui doit se souder à eux (fig. 6).

Cette dernière prend la forme d'une cupule, par suite du renflement de l'extrémité de la diaphyse dont j'ai parlé plus haut, et en même temps se rétrécit la zone de cartilage qui sépare encore les deux centres d'ossification. A partir de l'âge de neuf à dix mois les points épiphysaires des deuxième et troisième ont déjà pris leur forme cubique définitive. Ceux du quatrième et surtout celui du cinquième sont encore en retard sur les deux précédents.

A mesure que se fait l'ossification épiphysaire inférieure dans un métacarpien, le centre diaphysaire produit de l'os du côté de l'extrémité supérieure, et cette extrémité se renfle toute comme l'inférieure. Quand on examine un grand nombre de radiographies d'enfants de un à cinq ans, on constate qu'un certain nombre de métacarpiens présentent au niveau du renflement de leur base une encoche latérale, qui, en l'interprétant comme un sillon circonférentiel de cartilage, semble indiquer qu'il y a là (comme au niveau de l'extrémité inférieure du métacarpien du pouce) quelque chose d'anormal dans le développement de cette extrémité aux dépens de la diaphyse. Enfin, dans quelques rares cas, on constate que la base d'un ou plusieurs métacarpiens s'ossifie par un véritable noyau épiphysaire (tout comme le métacarpien du pouce), et que ce noyau épiphysaire s'accole très rapidement à la diaphyse. Je reprendrai cette question à la fin de cette étude, dans le troisième chapitre.

III. — Ossification des segments osseux du pouce.

Nous avons tenu à mettre à part ce qui avait trait à l'ossification des segments osseux du pouce, à cause des particularités nombreuses que présente le développement de ce doigt.

D'abord, quand on examine une radiographie de la main d'un sujet âgé de moins de un an (fig. 1), on constate :

1° Que le métacarpien du pouce a un noyau diaphysaire développé jusqu'ici comme celui d'un des métacarpiens et non comme

un centre diaphysaire d'une phalange. Il est par exemple très analogue comme forme au centre diaphysaire du métacarpien du cinquième doigt ;

2° Que la première phalange du pouce est développée en tant que point diaphysaire de façon analogue au centre diaphysaire d'une phalange ou d'une phalangine, toutes proportions gardées entre les segments de ces différents doigts;

3° Que la deuxième phalange du pouce s'est développée jusqu'ici absolument comme un noyau diaphysaire de phalangette des doigts.

Voyons maintenant ce qui se passe à mesure que nous examinons des enfants plus âgés :

Pendant la première année de la vie tous les caractères ci-dessus ne font que s'accuser pour la première phalange et la deuxième phalange du pouce. Pour le métacarpien, son extrémité inférieure tend à s'arrondir par extension du point diaphysaire, ce qui commence à distinguer un peu cette extrémité de celle homologue des autres métacarpiens. De même l'extrémité supérieure du centre d'ossification diaphysaire du métacarpien du pouce, au lieu de s'arrondir comme cela a lieu pour l'extrémité diaphysaire supérieure des autres métacarpiens, reste coupée à angle droit.

Modifications survenues pendant la deuxième année. — Dans neuf mains d'enfants âgés de un an à un an et demi nous ne trouvons encore aucun des points épiphysaires des os du pouce.

Mais sur cinq clichés se rapportant à des enfants de vingt mois à deux ans, nous retrouvons dans deux cas l'apparition du point épiphysaire de la deuxième phalange ou phalangette du pouce (fig 8); mais, dans aucun de ces cas, il n'existe encore de points épiphysaires pour la première phalange, ni pour le métacarpien.

En somme, à la fin de la deuxième année apparaît fréquemment le point épiphysaire de la deuxième phalange (phalangette du pouce), contemporain de celui des phalanges des autres doigts et de ceux des métacarpiens. C'est en somme le plus précoce de tous les points épiphysaires des phalangettes et, contrairement à ce qui se passe pour les autres doigts, c'est le point épiphysaire de la phalangette qui apparaît avant celui des autres segments.

Modifications survenues pendant la troisième année. — Sur sept

mains d'enfants âgés de trois ans à trois ans et demi, nous retrouvons constamment le point épiphysaire de la phalangette du pouce (deuxième phalange). Sur ces mêmes mains nous ne retrouvons le point éphiphysaire du métacarpien (au niveau de son extrémité supérieure) que dans quatre cas et deux fois il débute à peine (fig. 2). Enfin le point épiphysaire de la première phalange du pouce n'existe que dans deux cas.

Sur cinq mains d'enfants âgés de trois ans, nous retrouvons quatre fois le point épiphysaire supérieur du métacarpien du pouce. Dans un cas il manque encore. Le point épiphysaire de la première phalange existe dans deux cas seulement et encore il est à peine apparu dans les deux cas; et enfin celui de la phalangette est constant et très développé.

En somme, pendant la troisième année, le point épiphysaire de la phalangette du pouce est constant (fig. 2 et 3), le point épiphysaire du métacarpien tend à apparaître à peu près régulièrement vers la fin de la troisième année ; mais l'apparition de celui de la première phalange est inconstant, puisqu'il n'existe même pas dans la moitié des cas.

Modifications survenues pendant la quatrième année. — Sur trois mains d'enfants âgés de trois ans et demi que nous avons examinées, dans les trois cas nous avons trouvé le point épiphysaire du métacarpien et dans un cas il était à peine visible. Sur ces mêmes mains, le point épiphysaire de la première phalange existe deux fois nettement visible.

Enfin sur sept mains d'enfants de quatre ans le point du métacarpien du pouce existe constamment, quoique récemment apparu dans deux; celui de la première phalange n'existe que dans six cas, et il est très récemment apparu dans quatre.

A cet âge-là le point épiphysaire de la phalangette a pris une extension très grande. Il dépasse de beaucoup en volume les points épiphysaires des autres phalangettes des doigts.

Il faut donc en conclure que, pendant la quatrième année, l'apparition du point épiphysaire du métacarpien est pour ainsi dire constante, quand elle n'a pas eu lieu avant; celle du point épiphysaire de la première phalange tend à devenir régulière (fig. 9),

mais il y a encore quelques rares cas, où elle ne se fait qu'au début de la cinquième année.

Modifications survenues après la quatrième année. — Ce ne sont en somme plus que des modifications de forme qui surviennent dans l'ossification après la quatrième année : en effet, sur les examens de mains d'enfants âgés de quatre ans et demi, nous retrouvons constants tous les points, excepté celui de la première phalange qui manque encore dans un cas ; à partir de cinq ans nous n'avons jamais noté l'absence de ce point.

Évolution morphologique de l'ossification des segments du pouce. — Quand on examine le centre d'ossification épiphysaire, du métacarpien du pouce on constate :

Que au lieu de se trouver comme pour les autres métacarpiens au niveau de l'extrémité inférieure de l'os, il se trouve au niveau de son extrémité supérieure (fig. 9) ;

Que au début il a une forme nettement sphérique, contrairement au point d'ossification des phalanges, qui est lamellaire (fig. 9) ;

Rapidement (fig. 4, 5) il devient ovoïde, et conserve cette forme jusque vers l'âge de sept à huit ans. A ce moment-là il prend sa forme définitive et s'aplatit légèrement (fig. 13).

Si on suit de même le développement du point épiphysaire de la première phalange, on s'aperçoit que débutant par une petite lame osseuse, elle conserve cette forme, ou même l'accuse davantage (fig. 9 et 10) en se développant. Cette forme fait rapprocher le développement de cette épiphyse de celui de l'épiphyse des phalanges des autres doigts, dont l'analogie est frappante (fig. 10, 11, 12). Quant à la forme de la diaphyse de cette phalange, elle reproduit en plus court exactement la forme d'une phalange des autres doigts (mêmes fig.).

Le centre d'ossification de la phalangette du pouce est absolument comparable au centre d'ossification des phalangettes des doigts ; comme eux il a, au début, une forme sphérique ; il garde assez longtemps cette forme, pour devenir ensuite ovoïde, et finalement présenter une face supérieure conique (fig. 19) absolument analogue à celle des points épiphysaires des phalangettes des doigts.

En somme nous pouvons nous rendre compte par cette étude que,

contrairement à ce qui se passe pour les autres doigts, l'ossification épiphysaire débute ici par la phalangette, qui a une ossification plus précoce que les segments homologues des autres doigts ; elle se continue par le métacarpien, et enfin par la première phalange.

D'autre part il nous est permis, d'après ce que nous avons vu de l'évolution morphologique, de faire les rapprochements suivants :

1° La phalangette du pouce se développe absolument comme une phalangette d'un doigt ;

2° La première phalange se développe comme une phalange ordinaire des doigts.

Or nous savons que le pouce n'a que deux phalanges, et ce serait donc la phalangine du pouce qui manquerait. Je reviendrai sur cette question intéressante à la fin de cet ouvrage, de même que sur l'existence du métacarpien du pouce ; mais à ce propos reste à établir des faits pouvant être déduits de son évolution morphologique et qui sont les suivants :

1° La diaphyse du métacarpien du pouce se développe dans ses débuts comme celle d'un métacarpien et non comme celle d'une phalange ;

2° A mesure que l'ossification diaphysaire se fait, et qu'à ses dépens se forme l'extrémité inférieure, cette extrémité s'arrondit et prend une forme plus voisine de celle de la tête des métacarpiens, que de celle de la tête des phalanges (fig. 11, 13) ;

3° Il n'est pas rare de trouver des métacarpiens du pouce dont l'extrémité inférieure présente un noyau épiphysaire analogue à celui de l'extrémité inférieure des autres métacarpiens (fig. 9, 14), ou des formes avortées de ce noyau (fig. 13, fig. 9).

Mais dans ce cas reste à expliquer, en admettant le point épiphysaire inférieur du métacarpien du pouce, son point épiphysaire supérieur, ce qui ne serait peut-être pas impossible si on voulait l'assimiler aux bases des métacarpiens ordinaires (qui, nous l'avons vu, ont parfois des points épiphysaires isolés), avec cette différence que le pouce a gardé la constance de son point épiphysaire supérieur grâce à son rôle articulaire.

IV. — Ossification des os du carpe.

Nous avons ici comme pour les phalanges procédé à une série de lectures radiographiques, qui permettent très facilement d'apprécier la marche de l'ossification dans les huit ébauches cartilagineuses qui constitueront le carpe définitif. Nous nous sommes appliqué à nous rendre compte des variations numériques que pouvait présenter ce massif osseux: malheureusement nos résultats ont été insuffisants, vraisemblablement à cause de la difficulté d'opérer sur un nombre très considérable de sujets (plusieurs centaines) et également peut-être à ceux de la date tardive d'ossification de ces portions cartilagineuses anormales, et par conséquent atrophiées; aussi nous contenterons-nous de publier les faits précis que nous avons pu observer, et qui formeront néanmoins un faisceau de faits intéressants dans l'histoire du développement des os des membres.

État de l'ossification des os du carpe à la naissance. — Quand on examine radiographiquement les carpes des enfants nouveau-nés, on constate que, dans la plupart des cas, il n'existe aucune trace d'ossification (fig. 1). C'est ainsi que nous retrouvons seulement deux fois sur dix clichés d'enfants nouveau-nés les points d'ossification du grand os et de l'os crochu. Il est difficile d'affirmer lequel est le premier en date : leur volume laisserait croire que c'est le point du grand os qui apparaît le premier, puisqu'il est toujours un peu plus net au début que celui de l'os crochu, mais il est certain que, à part cette petite différence de dimensions qui ne fera que s'accroître dans la suite, ils sont contemporains dans leur évolution et ne se retrouvent jamais isolément dans nos examens. Ils débutent sous la forme d'une sphère d'os qui ne modifie pas sa forme pendant les premiers mois de la vie.

Modifications survenues la première année. — Si à la naissance les centres d'ossification des deux os précités sont encore rarement apparus, il n'en est pas moins qu'ils apparaissent avec régularité dans les six premiers de la vie (fig. 15). En effet à six mois trois carpes sur quatre présentent ces points, et sur quatre examens de carpe d'enfants âgés de sept mois nous retrouvons ces deux points

d'ossification dans les quatre cas. Déjà, à cette époque, la prédominance de dimensions s'accuse en faveur du point du grand os. De sphérique qu'il était il tend à devenir ovale. A huit mois, le point d'ossification de l'os crochu n'est pas encore apparu dans un carpe où existe le centre du grand os; mais trois autres carpes d'enfants de cet âge présentent les deux points. Enfin sur trois carpes d'enfants âgés de onze mois nous retrouvons ces deux centres, avec des modifications de forme qui s'accentuent surtout pour le point du grand os. Devenu ovoïde, l'extrémité supérieure déborde déjà l'ébauche osseuse de l'os crochu, et le point de ce dernier commence à ne plus être parfaitement sphérique.

En somme, pendant la première année de la vie et surtout pendant les six premiers mois, se développent les points d'ossification du grand os et de l'os crochu.

Modifications survenues pendant la seconde année. — Nous avons examiné dix clichés de carpes d'enfants d'âges variant de un an à dix-huit mois; deux de ces examens nous ont montré l'apparition du centre d'ossification du pyramidal. Il apparaît légèrement en dedans d'une ligne qui unirait le point de l'os crochu au milieu de l'extrémité diaphysaire inférieure du cubitus. Sphérique au début, il est beaucoup plus rapproché du centre de l'os crochu que de l'extrémité inférieure de la diaphyse cubitale, ce qui tient surtout à ce que le point épiphysaire du cubitus n'est pas encore apparu, et qu'il y a là une épaisse zone de cartilage, en partie cubital, en partie pyramidal, séparant les parties ossifiées; nous avons également constaté la présence de ce point d'ossification dans deux cas sur huit de un an et demi à deux ans.

Les noyaux du grand os et os crochu sont constants sur tous les carpes d'enfants pendant la deuxième année. Leurs formes se dessinent encore davantage. Le centre du grand os s'allonge de bas en haut sur une ligne prolongeant l'axe du troisième métacarpien, et passant en haut par l'interligne radio-cubital inférieur. La partie inférieure du centre de l'os crochu s'élargit et sa partie supérieure s'allonge, pour former une masse de forme ovoïde à grosse base inférieure.

En somme, pendant la seconde année, il y a développement des

points déjà formés, avec tendance à prendre une forme qui esquisse celle de l'os adulte, et enfin apparition très irrégulière du centre d'ossification du pyramidal.

Modifications survenues au cours de la troisième année. — Pendant la première moitié de la troisième année, le noyau du pyramidal ne se rencontre que dans trois cas sur neuf carpes examinés, mais dans deux de ces derniers cas il existe également le noyau d'ossification du semi-lunaire (fig. 2); sphérique au début, comme tous les centres d'ossification des os du carpe, il se trouve situé au-dessus de celui du grand os, et correspond sensiblement à une ligne qui réunirait l'interligne radio-cubital inférieur à la base du quatrième métacarpien.

De deux ans et demi à trois ans les proportions sont sensiblement les mêmes, le centre du pyramidal existant trois fois sur six carpes et le centre du semi-lunaire deux fois, mais à peine apparu dans un cas.

En somme, pendant la troisième année, on constate l'apparition un peu plus fréquente du centre du pyramidal (dans la moitié des cas environ) et rarement encore l'apparition du centre du semi-lunaire.

Les noyaux préexistants, par contre, sont déjà très développés : c'est ainsi que celui du grand os à la fin de la troisième année a environ 10 millimètres dans son plus grand diamètre et environ 6 millimètres de large. Il garde sa forme ovoïde, mais en se creusant légèrement du côté du centre de l'os crochu. Ce dernier a maintenant tendance à prendre une forme triangulaire sur les épreuves, comme le montre la figure 2.

Modifications survenues pendant la quatrième année. — Désormais la présence du point d'ossification du pyramidal va être plus constante ; c'est ainsi que sur huit carpes d'enfants âgés de trois ans à trois ans et demi, le pyramidal existe six fois. Celui du centre du semi-lunaire existe deux fois; enfin dans un cliché, où manque encore précisément le centre du semi-lunaire, on voit déjà apparaître le centre d'ossification du trapèze.

Nous avons de même pu constater des proportions analogues sur cinq carpes d'enfants âgés de trois ans et demi à quatre ans. Le

centre du pyramidal existe quatre fois, celui du semi-lunaire deux fois. Le noyau du trapèze n'existe dans aucun cas.

En somme, pendant la quatrième année il ne se produit que peu de modifications nouvelles de l'ossification du squelette du carpe. Ceci tient à la variabilité de la date d'apparition des centres des os autres que le pyramidal, le grand os et l'os crochu. Il se produit pendant cette année-là évidemment une perfection des formes des noyaux déjà apparus; le noyau du pyramidal devient plus volumineux; celui du semi-lunaire devient plus constant dans son apparition; celui du trapèze apparaît quelquefois.

Modifications survenues pendant la cinquième année. — Sur cinq carpes d'enfants âgés de quatre ans et demi nous avons de façon constante et très volumineux dans tous les cas (fig. 5) les centres du grand os et de l'os crochu. Le volume de ces points contraste même singulièrement avec l'état cartilagineux de tout le reste du carpe, dans un cas où n'a pas encore commencé l'ossification du pyramidal. Son centre est assez développé dans les quatre autres cas. Enfin celui du semi-lunaire n'existe que dans un seul cas.

De quatre ans et demi à cinq ans, nous constatons l'apparition constante du noyau du pyramidal sur six carpes d'enfants de cet âge. Le semi-lunaire a son noyau apparu dans trois cas, et enfin dans un cas nous constatons la présence des noyaux du trapèze et du trapézoïde.

A la fin de cette année-là par conséquent il est de règle de constater toujours l'ossification au moins commencée, et même souvent assez avancée, au niveau de l'ébauche cartilagineuse du pyramidal.

Dans la plupart des cas le centre du semi-lunaire est encore récemment apparu, mais il est plus fréquent dans son apparition que celui du trapèze qui est encore rare, et que celui du trapézoïde dont l'apparition à cet âge est une exception (fig. 5).

Modifications survenues pendant la sixième année. — Au début de la sixième année nous avons donc comme centres régulièrement apparus ceux du grand os, de l'os crochu et du pyramidal, comme centre d'apparition fréquente celui du semi-lunaire, et comme centres à apparition encore rare ceux du traèpze ou du trapézoïde.

Sur cinq carpes d'enfants âgés de cinq ans à cinq ans et demi, nous avons dans trois cas un noyau d'ossification apparu pour le scaphoïde; le noyau d'ossification du semi-lunaire manque encore dans un cas; celui du trapézoïde et du trapèze dans deux cas.

Nous avons fait les mêmes constatations sur cinq carpes d'enfants âgés de cinq ans et demi à six ans, avec cette différence que le semi-lunaire manque sur un cliché alors que le trapèze est apparu; enfin sur un des clichés manquent les noyaux d'ossification du semi-lunaire, trapèze et trapézoïde alors qu'existe le noyau du scaphoïde.

En somme, pendant la sixième année les os du carpe, dont l'ossification retardée n'avait pas encore débuté, ont leur centre d'ossification qui apparaît.

Le scaphoïde qui était le plus en retard a déjà assez souvent son centre apparu pendant la sixième année.

Modifications survenant après la sixième année. — A partir de cette période l'apparition de tous les points, sauf celui du pisiforme, est constante (fig. 4). C'est ce que nous constatons sur quatre carpes d'enfants âgés de six ans à six ans et demi, et sur quatre carpes d'enfants âgés de six ans et demi à sept ans. Faisons remarquer ici qu'il existe d'assez grandes variations individuelles dans le développement de ces divers centres. C'est ainsi qu'il n'est pas rare de constater une prédominance de dimensions d'un point qui, dans la généralité des cas, n'apparaît que postérieurement à d'autres : c'est ce qu'on peut voir sur la figure 5 où l'on voit le point du trapèze beaucoup plus développé que celui du semi-lunaire.

C'est ainsi qu'on peut parfois constater des cas d'ossification très retardée, intéressant soit un seul os, soit une série, et dans ce cas il s'agit des centres qui normalement sont les derniers à apparaître. C'est ainsi que nous avons pu constater sur un carpe d'enfant de huit ans que ni les noyaux du scaphoïde ni ceux du trapèze et du trapézoïde n'étaient apparus.

En règle générale à l'âge de six ans et demi l'état de l'ossification nous est donné par l'examen de la figure 4. Nous y trouvons : le noyau du grand os qui paraît avoir terminé son évolution osseuse sur sa face cubitale, où il est presque au contact du point

de l'os crochu, et ayant un volume à peu près double de celui de ce dernier ; le noyau de l'os crochu qui a pris une forme prismatique, à base métacarpienne, et dont la face cubitale est longé par la face externe du noyau du pyramidal; le noyau du pyramidal ayant la forme d'un haricot dont la concavité regarde la face cubitale de l'os crochu; les noyaux du trapèze, trapézoïde, semi-lunaire, dont le développement est à peu près symétrique, et qui ont encore tous une forme sphérique; le noyau du scaphoïde, le dernier apparu, toujours unique dans nos examens radiographiques, et qui paraît débuter beaucoup plus près de l'extrémité trapézienne de l'os que de l'autre extrémité. Il est encore à cet âge à peu près sphérique.

Le développement de tous les centres est assez rapide dans les années qui suivent. Vers l'âge de huit ans (fig. 8) tous ces centres esquissent très nettement la forme de l'os adulte. Celui du scaphoïde présente déjà sa concavité, et son ossification se fait surtout en allant de son extrémité inférieure ou trapézienne à son extrémité supérieure. Dans la suite la forme de la partie ossifiée de chaque os se dessine davantage, les saillies apophysaires des os se forment les dernières : c'est ainsi que ce n'est que vers la treizième année que se dessine la forme définitive du trapèze, et un peu plus tôt celle de l'apophyse unciforme de l'os crochu. De onze à douze ans, on constate qu'elle se dessine sous la forme d'une traînée de substance osseuse dans un tiers environ des carpes (quatre fois sur treize carpes); sa constance augmente graduellement et elle est constante vers la quatorzième année.

Ossifications du pisiforme. — Cet os se sépare des autres os du carpe, non seulement par sa situation et ses rapports, mais par son ossification retardée. Sur les carpes d'enfants de neuf à dix ans, son ossification n'est pas encore commencée. De dix à onze ans, nous trouvons son centre apparu en avant de celui du pyramidal trois fois sur douze carpes. Sur les carpes d'enfants de onze à douze ans ce noyau existe un peu plus souvent (trois fois sur six); enfin pendant la treizième année il devient à peu près constant, et s'accroît dans la suite plus rapidement que ceux des autres os du carpe.

En somme nous pouvons résumer dans le tableau suivant l'époque d'apparition des centres d'ossification des os du carpe, en notant les écarts maxima :

Grand os	Première année.
Os crochu	Première année.
Pyramidal	1 an 1/2 à 4 ans 1/2.
Semi-lunaire	2 ans 1/2 à 6 ans.
Trapèze	3 ans 1/2 à 6 ans.
Trapézoïde	4 ans 1/2 à 6 ans 1/2.
Scaphoïde	5 ans à 6 ans 1/2.
Pisiforme	10 ans à 14 ans.

Il nous reste maintenant à donner quelques détails sur l'ossification de chaque os en particulier.

Grand os. — C'est au niveau de cet os que l'ossification paraît se faire le plus précocement; parfois elle a débuté à la naissance, mais en règle générale on peut dire que sa vraie date d'apparition régulière correspond aux premiers mois de la vie. Sphérique au début, à six mois il commence déjà à prendre une forme légèrement ovale (fig 15).

Dès le début de son apparition, il se trouve situé exactement dans l'axe du métacarpien. Son développement est assez rapide : vers la fin de la troisième année il a déjà environ 10 millimètres dans son plus grand diamètre (fig. 2 et 3); sa forme est à ce moment très voisine de la forme de l'os adulte. Son côté interne se creuse légèrement, en regard du noyau d'ossification de l'os crochu.

Il n'est pas rare de trouver des cas où le centre d'ossification de cet os arrivé à cette période de son développement, présente une forme bilobée, mais dans aucun cas nous n'avons vu le grand os se développer par deux points d'ossification.

Le grand os est, avec l'os crochu, celui des os du carpe dont la date d'apparition du centre d'ossification est la plus fixe. Est-ce dû à ce que l'ossification se fait plus normalement dans les périodes très rapprochées de la naissance? C'est très possible, car on peut concevoir combien l'ostéogénèse en général peut être bouleversée par les divers facteurs, maladies, atrepsie, etc., qui influent sur l'évolution de l'os en général à cet âge.

Os crochu. — Cet os a son point d'ossification qui apparaît à peu près en même temps que celui du grand os, c'est-à-dire rarement avant la naissance, mais à peu près toujours pendant les six premiers mois de la vie (fig. 15). Il est comme le précédent sphérique au début et garde cette forme pendant la première année. A la fin de la première année il est constant et commence, au moins dans les cas où il est apparu depuis plusieurs mois, à prendre une forme légèrement triangulaire sur les clichés radiographiques. La base de son centre correspond à l'espace qui sépare les bases des quatrième et cinquième métacarpiens (fig. 4, 5). Son développement est moins rapide que celui du centre du grand os, le développement se fait surtout du côté de la base de son noyau, là où il est en rapport avec la base des quatrième et cinquième métacarpiens.

Quant à son apophyse unciforme, elle paraît se développer par un centre spécial qui n'apparaît que vers la onzième année, et existe toujours dès l'âge de quatorze ans.

Quoiqu'il ne se développe jamais par deux points séparés, on comprend qu'on ait voulu voir dans cet os l'homologue des cinquième et quatrième os carpiens des vertébrés inférieurs.

Pyramidal. — Son centre apparaît rarement avant un an et demi, un peu plus souvent de un an et demi à deux ans; il est encore d'apparition infidèle pendant tout le cours de la troisième année et d'apparition à peu près constante pendant la quatrième année. A partir de quatre ans et demi, il est, peut-on dire, constant. Au début, il a la forme d'une masse sphérique, située à la partie tout à fait interne du poignet, au-dessus et un peu en dedans du point de l'os crochu (fig. 2, 3). Associé au point du semi-lunaire qui apparaît un peu plus tardivement, il forme avec ceux du grand os et de l'os crochu un quadrilatère, qui paraît appartenir au rayon cubital du membre. Vers l'âge de quatre ans, c'est-à-dire à peu près dix-huit mois après son apparition, il commence à dessiner sa forme adulte.

C'est, après le grand os et l'os crochu, celui dont le développement ostéogénique est le plus régulier et le plus précoce. Il ne présente presque jamais de variation bien grande dans sa date d'apparition. Il y a un seul point d'ossification. C'est l'os le plus interne du carpe.

Semi-lunaire. — Son centre commence à apparaître parfois à l'âge de deux ans et demi, mais c'est là une exception. En général ce n'est qu'au cours de la quatrième année que son apparition devient un peu régulière, et il n'est pas rare de voir encore ce centre manquer au cours de la cinquième année, rarement au cours de la sixième. Il est toujours unique et se trouve situé sur une ligne reliant l'interligne radio-cubital inférieur à la base du troisième métacarpien (fig. 2, 4, 5, 6).

Trapèze et trapézoïde. — Les deux centres d'ossification de ces deux os, toujours uniques commencent à apparaître vers le commencement de la quatrième année, rarement avant. Ils sont très irréguliers dans leur époque d'apparition, encore plus que le semi-lunaire. Le centre du trapèze apparaît d'une façon générale un peu plus précocement que celui du trapézoïde. Il n'est pas rare de voir apparaître ces centres au cours de la cinquième et parfois même de la sixième année.

Au début ils sont constitués par une masse sphérique qui garde assez longtemps cette forme (fig. 5). Comme les noyaux des autres os, l'évolution de l'ossification se fait dès la deuxième année de leur apparition vers la forme que devra plus tard avoir l'os définitif.

On peut facilement se rendre compte que le noyau du trapézoïde se développe sur l'axe du deuxième métacarpien, tandis que celui du trapèze se développe sur la ligne qui prolonge l'axe du premier métacarpien. Nous reviendrons dans le dernier chapitre de ce travail sur ces considérations (fig. 4, 5, 6).

Scaphoïde. — Le scaphoïde est à la main, comme au pied, l'os dont l'évolution osseuse se fait le plus tard (le pisiforme étant mis à part) (fig. 4). Contrairement à ce que nous verrons pour le scaphoïde du pied, celui de la main, se développe constamment, d'après nos recherches, par un noyau d'ossification unique (fig. 4). Ce noyau semble débuter beaucoup plus près du noyau d'ossification du trapèze que du noyau d'ossification du semi-lunaire; il apparaît rarement avant la cinquième année, et rarement après la sixième. Il prend sa forme en se développant surtout du côté du semi-lunaire. A huit ans (fig. 6) il a déjà souvent sa forme définitive très bien dessinée.

Nous ne revenons pas ici sur les centres d'ossification du pisiforme et de l'apophyse unciforme de l'os crochu, dont nous avons parlé plus haut.

V. — Ossification des os de l'avant-bras.

Nous savons que le radius et le cubitus se développent par deux points diaphysaires qui existent bien avant la naissance. Aussi trouvons-nous déjà à ce moment-là presque toute la diaphyse ossifiée. D'autre part nous savons que le radius à lui tout seul constituera la majeure partie de la surface articulaire de l'extrémité inférieure des deux os et, à ce titre d'épiphyse articulaire, il est naturel de s'attendre à trouver une masse osseuse assez importante. Il semble en effet que dans les grandes articulations, ou dans les articulations très mobiles, il y ait un développement accusé du point épiphysaire, ou spécialement de l'un des points épiphysaires, quand il y en a plusieurs. C'est ce qui se passe pour le coude, où le point condylien, qui est le vrai point d'appui articulaire, prend une importance beaucoup plus grande que les autres. Nous allons envisager successivement l'ossification dans les épiphyses inférieures du cubitus et du radius, et dans les épiphyses supérieures de ces deux os.

Ossification de l'épiphyse inférieure du radius. — Cette ossification commence bien avant celle de l'épiphyse cubitale inférieure. Elle débute rarement avant la fin de la première année. Nous avons constaté la présence d'un point épiphysaire radial inférieur, dans un cas sur trois, à onze mois. Cette ossification se fait avec assez de régularité, puisque après la première année nous constatons la présence de ce point épiphysaire six fois sur dix carpes d'enfants âgés de un an à un an et demi. Sa fréquence d'apparition reste sensiblement la même pendant le reste de la seconde année (trois fois sur cinq). Par contre, dès le début de la troisième année, son apparition devient à peu près constante. Ce point en effet existe, dans la plupart des cas, très bien développé (sept fois sur huit poignets examinés) chez des enfants âgés de deux ans à deux ans et

demi (fig. 2, 3). A partir de l'âge de trois ans, et même chez les enfants de deux ans et demi à trois ans, nous l'avons trouvé constant. En somme le point épiphysaire de l'extrémité inférieure du radius apparaît souvent dans le cours de la deuxième année, et en tout cas constamment dans la troisième année. Son époque moyenne d'apparition peut être fixée à deux ans, mais quand on examine en même temps plusieurs clichés se rapportant à des enfants du même âge on voit combien sont fréquentes les variations individuelles. A côté d'un point épiphysaire traduisant une ossification à peine commencée on en voit d'autres déjà très développés.

Ce point épiphysaire débute sous la forme d'une traînée de substance osseuse qui traduit certainement l'existence dans le cartilage d'un disque osseux (fig. 2 et 3); rapidement l'épaisseur de ce disque augmente sur son bord externe, si bien que l'image donnée sur les radiographies prend une forme triangulaire à base externe. En même temps qu'augmente l'épaisseur de ce disque osseux, se fait l'ossification en largeur et, vers la fin de la cinquième année (fig. 5), le point épiphysaire est presque aussi large que le point diaphysaire, ce qui contraste avec la non-apparition du point épiphysaire de l'extrémité inférieure du cubitus. Enfin, à partir de cette époque ce point se développe beaucoup plus lentement (fig. 4, enfant de six ans et demi; fig. 6, enfant de huit ans). La figure 4 nous donne une idée de l'ossification habituelle de l'épiphyse radiale inférieure, quand commence à s'ossifier l'épiphyse cubitale inférieure.

Ossification de l'épiphyse cubitale inférieure. — Elle est beaucoup plus tardive que celle de l'épiphyse radiale. Pendant les six premières années de la vie, cette épiphyse reste cartilagineuse, et ce n'est que dans la première moitié de la septième année que nous commençons à trouver son centre d'ossification et encore seulement une fois sur quatre poignets examinés (fig. 4). Dans la seconde moitié de la septième année nous le retrouvons dans la moitié des cas (deux fois sur quatre), mais il s'agit probablement là, vu le petit nombre d'examens faits, d'une série heureuse, car ensuite nous ne le retrouvons que deux fois sur cinq poignets d'enfants âgés de sept ans à sept ans et demi. Sur trois poignets d'en-

fants âgés de sept ans et demi à huit ans, nous l'avons trouvé apparu dans les trois cas, mais, comme au cours de la neuvième année, il peut manquer (deux fois sur douze poignets). Dès la dixième année son apparition est constante, mais, comme pour l'épiphyse radiale, avec des variations individuelles considérables, et cela se comprend puisqu'il y a un écart aussi grand (trois années) dans ses dates d'apparition possible.

Le centre d'ossification apparaît dans une dépression de l'extrémité inférieure de la diaphyse cubitale, très près par conséquent de cette diaphyse, et cela se conçoit vu le développement déjà très avancé de la diaphyse à l'époque tardive où apparaît ce centre. Comme celui de l'extrémité du radius, au début il se présente sous la forme d'un disque de substance osseuse, qui s'élargit assez rapidement et atteint, en trois ans environ, presque toute la largeur de la diaphyse (fig. 6). Rapidement il augmente d'épaisseur, et prend alors la forme d'une lentille bi-convexe. Dès la troisième année de son apparition, on voit se former sur son bord interne un prolongement de substance osseuse, qui est toujours soudé au point diaphysaire principal. Ce prolongement vers la quatrième année de son apparition se pédiculise, pour ainsi dire, par suite du développement exagéré de l'ossification de son extrémité et va donner l'apophyse styloïde de l'extrémité inférieure du cubitus (fig. 6). Nous avons essayé de nous rendre compte de la formation de ce prolongement styloïdien, mais nous n'avons pu trouver d'éléments nous permettant d'affirmer qu'il s'agissait là d'un point épiphysaire isolé.

Ossification de l'extrémité supérieure du radius. — Cette épiphyse s'ossifie beaucoup plus tardivement que l'épiphyse inférieure du même os. En effet, quand on examine des radiographies se rapportant à des enfants nouveau-nés, on constate (fig. 16) que l'extrémité supérieure de la partie ossifiée de la diaphyse radiale est loin d'atteindre en hauteur l'extrémité supérieure de la diaphyse cubitale. Il existe entre la partie externe de l'extrémité diaphysaire inférieure de l'humérus et l'extrémité supérieure du radius un espace encore considérable occupé par du tissu cartilagineux (fig. 1). Cet espace sera plus tard comblé par deux portions osseuses épiphysaires, le

point condylien de l'humérus et le point épiphysaire radial supérieur.

Nous verrons plus loin que le point condylien de l'humérus se développe de très bonne heure, et vient combler en grande partie l'espace ménagé entre les points diaphysaires radiaux et huméraux.

Le point épiphysaire de l'extrémité supérieure du radius apparaît alors que le point condylien est déjà très développé (fig. 18). Alors que ce dernier apparaît au cours de la première année, celui du radius n'apparaît jamais avant la quatrième année, et c'est même là une exception, puisque de trois ans à quatre ans nous ne le trouvons apparu qu'une fois sur onze coudes examinés. Au cours de la cinquième année, nous le retrouvons deux fois sur douze. Pendant la sixième année, nous le retrouvons encore très inconstant, deux fois sur dix ; un peu plus fréquent pendant la septième, cinq fois sur onze. Au cours de la huitième année, l'ossification se manifeste dans sept cas sur dix, et dans six sur huit pendant la neuvième année. Enfin à partir de la dixième année nous retrouvons ce point épiphysaire constamment apparu (quinze fois sur quinze).

L'ossification de cette épiphyse débute sous la forme d'une lame de substance osseuse, qui prend rapidement la forme d'une lentille très mince (fig. 18-19). Cette lentille osseuse devient rapidement convexe par sa face qui regarde la diaphyse radiale, et légèrement concave ou plane au niveau de sa face articulaire. Elle met trois à cinq ans pour arriver à présenter un diamètre aussi grand que celui de l'extrémité supérieure de la diaphyse radiale.

Si nous suivons sur une série de radiographies l'évolution osseuse comparée des deux épiphyses en présence (condyle huméral et épiphyse radiale), on constate que ce produit épiphysaire radial supérieur participe, pour une très faible part, à l'occlusion de l'espace que nous avons signalé plus haut comme séparant les deux extrémités diaphysaires de ces deux os (fig. 20, 21, 22).

Ossification de l'olécrane. — Sans avoir ici à entrer dans les considérations qui peuvent faire regarder l'olécrane comme une formation osseuse à part, il est naturel de le considérer en tant

qu'étude de son ossification, comme un point épiphysaire de l'extrémité supérieure du cubitus.

Le point diaphysaire cubital, à la naissance, s'étend beaucoup plus haut vers l'humérus que celui du radius, comme nous l'avons déjà vu (fig. 16); après la première année, alors qu'apparaît le point condylien de l'humérus, la distance qui sépare encore la partie ossifiée du cubitus, de la partie ossifiée de l'humérus est considérable (fig. 17). Néanmoins la forme de l'apophyse coronoïde est déjà très bien esquissée par l'extrémité supérieure de la diaphyse (fig. 17). Ce point diaphysaire cubital se développe encore beaucoup surtout en arrière et en haut avant l'apparition du point olécranien et, à ce moment, il constitue certainement une grande partie de ce que sur l'os adulte, on est habitué à rattacher à l'olécrane. On peut voir en effet sur nos figures 20 et 21 les parties osseuses qui appartiennent au point diaphysaire, et celles qui appartiennent au point olécranien, et nous pouvons dire que grâce au bec articulaire que donne le point diaphysaire (fig. 20) presque toute la partie articulaire de l'extrémité supérieure du cubitus est donnée par le point diaphysaire.

Pour ce qui est du point olécranien, nous ne l'avons jamais vu apparaître avant l'âge de huit ans. Pendant la neuvième année il est encore rarement apparu (une fois sur huit coudes). Au cours de la dixième année, on le rencontre plus fréquemment (quatre fois sur douze coudes examinés); au cours de la onzième année il devient presque constant (huit fois sur onze coudes); enfin à partir de la douzième année il est rare de ne pas constater son apparition.

Au début de son développement, il se présente sous la forme d'une petite masse osseuse allongée dans le sens vertical, située derrière le bec articulaire que nous signalions plus haut, à l'extrémité supérieure de la diaphyse du cubitus (fig. 20). Il se développe assez rapidement et prend la forme définitive environ quatre à cinq ans après son apparition (fig. 21). Ce point nous a toujours paru unique.

Nous devons faire remarquer que, comme il est logique de le déduire des considérations ci-dessus, il y a de grosses différences

individuelles dans les phénomènes d'ossification des épiphyses des os de l'avant-bras.

Nous donnions dans le tableau suivant les dates extrêmes d'apparition de ces points épiphysaires :

		Époque d'apparition.
Radius.	Point épiphysaire inférieur...	1 an à 2 ans 1/2.
	— supérieur..	4 ans à 9 ans.
Cubitus.	Point épiphysaire inférieur...	6 ans à 9 ans.
	Olécrâne....................	8 ans à 14 ans.

VI. — Ossification de l'humérus.

Quand on examine radiographiquement un humérus à la naissance on constate que son point d'ossification diaphysaire présente à ses deux extrémités (fig. 16 et 23) deux renflements. Le renflement supérieur se trouve encore assez éloigné de l'omoplate; le renflement inférieur est beaucoup plus rapproché de l'extrémité diaphysaire supérieure du cubitus. Ce renflement inférieur dessine déjà grossièrement la forme de l'extrémité inférieure de l'humérus adulte.

Ossification de l'extrémité inférieure. — Quand on examine radiographiquement le squelette du coude, une chose frappe plus spécialement, c'est l'existence d'un espace cartilagineux considérable entre l'extrémité inférieure du point diaphysaire de l'humérus et l'extrémité diaphysaire supérieure du radius (fig. 16). Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que le point épiphysaire supérieur du radius, ne prenait qu'une faible part en se développant, à l'occlusion de cet espace, qui va être comblé par l'apparition d'un point épiphysaire très important, le point condylien de l'humérus. Faisant suite à celui-là, nous verrons successivement apparaître deux points latéraux, un en dedans de cette extrémité inférieure, le point épitrochléen, l'autre en dehors, le point épicondylien. Enfin en dedans du point condylien apparaît, sur la partie articulaire de cette extrémité le point trochléen.

Point condylien. — Le premier en date est, chez l'homme comme chez les animaux domestiques, le point condylien.

A la naissance il n'existe jamais sur les sept clichés que nous avions. A six mois il existait déjà trois fois sur sept clichés. Dans un cas il était très bien développé et apparu certainement depuis un ou deux mois.

A l'âge de un an il existe déjà huit fois sur dix radiographies. Sa forme au début est sphérique, ensuite son diamètre transverse l'emporte sur le diamètre vertical (fig. 17 et 18).

A l'âge de dix-huit mois il existe neuf fois sur dix clichés; il a déjà sur la plupart des clichés une forme ovale à grosse extrémité externe; il est séparé de la diaphyse par une très petite zone cartilagineuse.

A partir de l'âge de deux ans, le point condylien est constant, il se développe très rapidement, et doit être considéré, vu ses proportions, comme le point épiphysaire principal de l'extrémité inférieure de l'humérus. Dès l'âge de trois ans, sur la plupart des clichés vus de profil il coiffe l'extrémité inférieure de la diaphyse (fig. 19). De face il a la forme d'une masse osseuse conique, à angles arrondis, dont le sommet regarderait le cubitus et dont la base regarderait la partie externe de l'articulation du coude. Il conserve sensiblement la même forme jusqu'à l'époque de sa soudure à la diaphyse.

Point épithrochléen. — Le point épithrochléen est le premier à apparaître après le point condylien. Son existence nous a paru très rare avant l'âge de six ans, une fois sur quinze clichés de quatre à six ans. Dans la sixième année il apparaît deux fois sur onze clichés et est ensuite de plus en plus fréquemment rencontré : quatre fois sur dix dans la septième année, sept fois sur dix dans la huitième; à partir de l'âge de neuf ans il devient à peu près constant (il manque trois fois sur vingt-trois clichés de neuf à dix ans).

Ce point débute tout à fait sur l'angle interne de l'extrémité inférieure de la diaphyse humérale. Il débute sous forme d'une lentille qui paraît se loger dans une dépression de l'angle de la diaphyse, il s'étend sous la forme d'une lentille dont l'épaisseur n doit jamais être très grande (fig. 18 et 22).

Point trochléen. — Il apparaît généralement après le point épithrochléen, peut-être presque en même temps que lui dans quelques rares cas. Il n'est jamais très visible au début, car c'est généralement sous la forme d'un semis linéaire de points osseux qu'il débute. Son épaisseur est encore plus minime que celle du point épitrochléen.

A l'âge de huit ans nous l'avons rencontré une fois sur huit clichés; à neuf ans une fois sur sept clichés; à dix ans trois fois sur sept, à onze ans trois fois sur six clichés. Enfin à partir de douze ans il augmente de fréquence, mais il manque encore à quinze ans deux fois sur dix clichés (fig. 22).

Point épicondylien. — Nous ne voyons apparaître ce point pour la première fois que sur un cliché d'un enfant de onze ans; à douze ans nous le retrouvons deux fois sur sept clichés et à quinze ans seulement cinq fois sur neuf clichés (fig. 22).

Il se développe sous la forme d'un disque plat, appliqué sur l'angle externe de la diaphyse et le débordant en se développant, pour s'appliquer contre la moitié supérieure de la base du noyau condylien.

En somme l'extrémité inférieure de l'humérus présente un point épiphysaire, le point condylien, qui par son volume joue un rôle articulaire important, et trois points accessoires qui contribuent à lui donner sa forme définitive.

Il y a un fait assez remarquable dans l'ossification de cette extrémité. Nous avons dit que le point épitrochléen semblait logé dans une cavité de l'angle interne de l'extrémité diaphysaire. De ce fait ce point ne concourt qu'à donner la partie externe de la saillie qu'on désigne sous le nom d'épitrochlée. La base de cette saillie est donnée par la diaphyse, qui descend plus bas que le point épitrochléen. Il en résulte un bec osseux sur lequel plusieurs auteurs (Farabeuf, Giraldès) ont attiré l'attention, et qui séparera le point épitrochléen du point trochléen. Le point trochléen se confondra plus tard avec le point condylien et le point épicondylien, pour donner à eux trois la partie articulaire de l'extrémité inférieure de l'humérus.

Le point condylien joue certainement un rôle considérable dans la

statique articulaire du coude. Sur des radiographies de cette articulation vue de face (fig. 18, 22), on peut se rendre compte du rôle de coin, joué par cette épiphyse osseuse, entre la diaphyse humérale et l'extrémité supérieure du radius. Sur des radiographies, montrant les os du coude de profil, on peut encore mieux constater que ce noyau condylien est le vrai noyau articulaire de l'extrémité inférieure de l'humérus (fig. 19, 20, 21).

Ossification de l'extrémité supérieure. — L'extrémité supérieure de l'humérus présente trois points épiphysaires, dont deux, le point épiphysaire principal et le point de la grosse tubérosité, développés bien avant le point de la petite tubérosité, masquent ce dernier sur les radiographies. Il ne nous a pas été possible de ce fait d'étudier avec assez de précision le développement de ce point de la petite tubérosité.

A la naissance, le centre d'ossification diaphysaire de l'humérus présente, au niveau de sa partie supérieure, un renflement qui se prolonge dans sa moitié interne (fig. 23), sous la forme d'un bec très mousse, légèrement recourbé en dedans. Sur des radiographies très nettes de cette extrémité on peut se rendre compte du fait suivant : la lame de tissu compacte qui, en dedans, forme la paroi diaphysaire se continue beaucoup plus haut en dedans qu'en dehors. Ce fait reste constatable à un âge assez avancé (fig. 25). C'est au-dessus de cette lame osseuse interne, dans son prolongement, que se développe le point d'ossification de la tête humérale. Dans l'échancrure située en dehors de cette saillie interne de l'extrémité supérieure du centre épiphysaire, va se développer le centre d'ossification de la grosse tubérosité.

Point d'ossification de la tête humérale. — Ce point apparaît (fig. 24) vers la fin de la première année. A la naissance, nous ne l'avons jamais constaté ; par contre nous le retrouverons sur trois clichés d'enfants âgés de cinq mois, six mois et neuf mois. — A un an nous le trouvons apparu trois fois dans trois épaules examinées et à partir de ce moment nous le retrouvons constant dans les examens d'enfants plus âgés. Sphérique au début (fig. 24) il s'étend assez rapidement et s'excave par sa partie inférieure, de façon à venir coiffer le bec de l'extrémité supérieure du centre diaphysaire

(fig. 25). Ce bec, d'origine diaphysaire, s'est encore développé, comme on peut le constater sur cette figure (25), et il existe à ce moment (vers l'âge de six ans et demi) une très mince zone de cartilage séparant le point épiphysaire de la tête, et le point diaphysaire.

Point d'ossification de la grosse tubérosité. — Ce point d'ossification apparaît un peu plus tardivement, d'après nos recherches, que le point de la tête. Avant la seconde année, nous ne l'avons pas trouvé apparu. Sur trois épaules d'enfants âgés de seize mois nous l'avons trouvé deux fois. Il se développe en dehors de celui de la tête, qui présente déjà une ossification assez avancée (cinq à huit millimètres dans son grand diamètre). A la fin de la deuxième année il est à peu près constant (quatre fois sur cinq examens), mais il est encore sphérique alors que celui de la tête est devenu ovalaire. Au cours de la troisième année il est constamment apparu, et commence déjà souvent à prendre une forme ovalaire comme celui de la tête.

Pendant les années suivantes ces deux points en se développant se rapprochent l'un de l'autre. Ovalaires tous les deux sur une coupe, ils ont leurs grosses extrémités tournées vers la diaphyse, l'une en dehors, l'autre en dedans, et leur petite extrémité tournée vers l'articulation. Vus sur des radiographies (fig. 25) prises en position normale du bras, le sujet étant couché de dos sur la plaque, ces points paraissent, comme nous venons de le décrire ci-dessus, et la radiographie nous donne en somme l'image d'une coupe de ces centres d'ossification, coupe faite suivant l'axe de l'acromion. En réalité, comme on peut le constater sur des examens radiographiques faits dans des poses variées, ces centres évoluent, l'un, celui de la tête, sous la forme d'une lentille convexe du côté articulaire, concave du côté diaphysaire, et dont un tiers de la surface aurait été échancrée en dehors pour loger le centre de la grosse tubérosité, qui, lui, évolue sous la forme d'une masse ovoïde, se logeant par sa base sur l'échancrure externe de l'extrémité diaphysaire, et par sa petite extrémité dans l'échancrure que présente en dehors le point de la tête. En réalité le bec diaphysaire interne loge sa portion interne dans la concavité du centre de la tête et par sa face externe

est en rapport avec la face interne du centre de la grosse tubérosité. A partir de l'âge de huit ans, sur les images radiographiques, le noyau de la grosse tubérosité paraît presque aussi volumineux que celui de la tête.

L'examen radiographique donne l'impression de la soudure de ces points épiphysaires entre eux, avant leur soudure à la diaphyse, mais il est certain qu'à ce point de vue il est difficile de donner des précisions aussi grandes que celles que pourraient donner des coupes.

Nous résumons, dans le tableau suivant, nos résultats, au sujet de la date d'apparition de l'ossification dans les épiphyses humérales.

	Époque d'apparition.
Point condylien	6 mois à 2 ans.
— épitrochléen	5 ans 1/2 à 9 ans 1/2.
— trochléen	8 ans à 16 ans.
— épicondylien	11 ans à 18 ans.
— de la tête	6 mois à 20 mois.
— de la grosse tubérosité	1 an à 3 ans.
— de la petite tubérosité	? ?

En somme nous devons dire que nos recherches nous ont conduit à avoir une idée un peu différente de celle qui actuellement forme les bases de nos connaissances classiques sur l'époque d'apparition des divers points complémentaires d'ossification du squelette du membre supérieur, et sur leur régularité d'apparition. Dans la dernière partie de ce travail, après l'étude par conséquent de l'ossification du squelette du membre inférieur, nous reviendrons sur cette question.

Travail du laboratoire d'anatomie.

Recherches anatomiques sur les Muscles intercostaux de l'Homme et de quelques Mammifères

Par J. DELMAS

Ancien prosecteur à la Faculté de médecine de Montpellier.

I. — Historique.

Malgré son apparente simplicité, la topographie des éléments musculaires et vasculo-nerveux qui comblent les espaces intercostaux est encore loin d'être définitivement établie. Pendant longtemps, les auteurs ont reproduit dans ses grandes lignes la schématisation classique que l'on peut résumer ainsi : les intercostaux externes s'étendent de l'articulation costo-transversaire à l'extrémité antérieure de la côte osseuse, les internes du bord du sternum à l'angle postérieur des côtes. Ils s'insèrent respectivement, en bas, sur la lèvre externe et interne du bord supérieur de la côte sous-jacente; en haut, leurs insertions sont séparées par toute la largeur de la gouttière sous-costale. Dans chaque espace, les deux muscles sont séparés par une couche de tissu cellulaire généralement fort mince qui les unit l'un à l'autre. Dans cette couche chemine le paquet vasculo-nerveux intercostal. Celui-ci, directement sous-

pleural dans la première portion de son trajet, avant l'origine de l'intercostal interne, serait à nouveau à découvert à sa terminaison antérieure, après la disparition de l'intercostal externe, et au contact immédiat des muscles pectoraux.

Mais déjà, pour ceux qui ont voulu voir et vérifier, une limitation aussi nette et aussi constante des deux plans musculaires ne se retrouvait jamais. Gray signale que l'intercostal externe se prolonge en avant jusqu'à l'extrémité cartilagineuse des deux derniers espaces. Souligoux, Spalteholz, Poirier font la même remarque pour les deux premiers espaces où l'intercostal externe arriverait le plus souvent jusqu'au sternum. Pour Henle, les intercostaux externes s'arrêtent le plus souvent, dans les trois ou quatre espaces supérieures, à trois ou quatre centimètres en dehors de la pointe de la côte osseuse; dans les espaces moyens, ils y arrivent par leur bord inférieur. Dans les derniers espaces, leur bord supérieur s'arrête à la pointe de la côte osseuse. Ainsi en haut une partie de la côte est libre; en bas, une partie du cartilage sert à l'insertion du muscle.

L'origine postérieure de l'intercostal interne est moins discutée et paraît plus constante, Henle se contente de dire que ce muscle est prolongé en arrière par les sous-costaux, lorsque ces derniers existent. La limitation à l'angle postérieur des côtes serait habituelle. Cependant, pour Poirier, les intercostaux internes des trois premiers espaces s'étendraient jusqu'à la colonne vertébrale, le premier seulement pour Souligoux.

Si l'étendue des surfaces musculaires est aussi variable, il est logique d'admettre que toute régression du muscle doit se manifester par l'existence de plans fibreux traduisant cette atrophie, et permettant de retrouver le territoire primitif du muscle.

Cela est très net pour l'intercostal externe, qui est toujours prolongé jusqu'au sternum par des fibres tendineuses nacrées, très résistantes, formant un plan aponévrotique continu (Eisler, Luschka, M. Clellan) et appelé par Henle et Spalteholz ligament intercostal externe.

De même pour les intercostaux internes, Spalteholz, Eisler, Soulié signalent un plan aponévrotique de même signification que le précédent, et qu'ils appellent ligament intercostal interne.

Nous pouvons donc conclure qu'il existait primitivement deux plans musculaires continus s'étendant l'un et l'autre jusqu'aux deux extrémités de l'espace intercostal. Ils seraient actuellement en voie de transformation fibreuse, cette dernière marchant dorso-ventralement pour les intercostaux internes et ventro-dorsalement pour les intercostaux externes.

Jusqu'ici, et quelle que soit l'étendue respective des deux portions musculaires et aponévrotiques, le siège du paquet vasculo-nerveux n'est pas mis en cause, et l'on s'accorde à le faire courir entre les deux lames musculaires. Le premier, Souligoux (1894) s'éleva contre cette conception : « Le nerf intercostal, après avoir cheminé entre l'intercostal externe et la membrane fibreuse qui le sépare de la plèvre, s'engage entre les deux muscles, l'un très épais l'externe, l'autre très mince à ce moment, l'interne. Mais l'intercostal interne augmente considérablement de volume, s'insère non plus à la lèvre postérieure de la gouttière costale, mais aussi à sa lèvre externe, et c'est dans ce dédoublement que sont compris les vaisseaux et les nerfs. Bien mieux, la portion du muscle qui s'attache en dehors ou en avant du paquet vasculo-nerveux est de beaucoup la plus développée. » Mais ce dédoublement du muscle ne se produit que dans le tiers moyen de l'espace, l'intercostal interne passant à nouveau tout entier (quoique fort peu épais) au dedans du paquet vasculo-nerveux dans sa terminaison ventrale. Aussi, à la face interne du thorax, peut-on par transparence apercevoir le paquet vasculo-nerveux dans son tiers ventral, car il n'est plus recouvert que par des faisceaux très amincis de l'intercostal interne.

Tout récemment, Grynfeltt et Ducos complètent la description de Souligoux, et démontrent la situation sous-pleurale, profonde, du paquet vasculo-nerveux dans la partie antérieure juxta-sternale des espaces. Cette situation serait la conséquence de l'arrêt de la lame profonde de l'intercostal interne à quelque distance du sternum. On la retrouve sur toute la hauteur de la cage thoracique.

La description de Souligoux est adoptée par Le Double, Poirier, Bolk, Testut (sixième édition).

De cette conception, à admettre l'existence de trois couches

musculaires distinctes, il n'y avait qu'un pas qui a été franchi par Eisler. Malgré que les deux couches profondes soient constituées par des faisceaux musculo-tendineux ayant même direction cranio-caudale, et paraissant de ce fait intimement accolés l'un à l'autre par endroits, ce dernier auteur pense que leurs rapports constants avec le paquet vasculo-nerveux nécessite une description séparée. Aussi distingue-t-il trois muscles intercostaux : externe, moyen et interne.

N'était-il pas possible d'expliquer, sinon de concilier toutes ces opinions divergentes? C'est ce que nous avons essayé de réaliser par des dissections attentives et nombreuses et par l'étude des mêmes éléments anatomiques chez quelques mammifères susceptibles de permettre des comparaisons utiles, et présentant l'avantage de lames musculaires et aponévrotiques plus puissantes et plus facilement isolables.

Nous avons en outre fait appel aux coupes microscopiques des espaces intercostaux de quelques fœtus qui, en décelant les lames conjonctives intermusculaires difficiles à isoler par la dissection, permettent, suivant la définition de Farabeuf, de limiter d'une façon certaine les divers plans musculaires.

II. — Recherches personnelles.

Lorsqu'on aborde la région intercostale par les plans exothoraciques, on est frappé par la difficulté éprouvée à isoler le muscle intercostal externe. Les auteurs, étudiant les origines des divers muscles nés sur la cage thoracique, parlent de leurs insertions sur les seuls éléments rigides, côtes osseuses, cartilages. Mais qu'il s'agisse du grand dentelé, du petit pectoral, du grand oblique, ils sont ordinairement peu explicites sur les insertions que ces muscles prennent dans les intervalles des côtes. Seul Cruveilhier, à propos du grand oblique, après avoir insisté avec raison sur les fortes digitations musculaires nées de la face externe des côtes, signale l'existence d'une languette aponévrotique continuant cette insertion essentielle le long du bord inférieur de la côte correspondante et

qui peut s'entremêler avec l'intercostal externe. Si le plus souvent, en effet, ces fibres aponévrotiques sont facilement isolables des plans sous-jacents et peuvent être suivies jusqu'à leur terminaison osseuse, parfois, au contraire, on voit qu'il y a fixation directe sur l'intercostal externe. Cette tendance à la fusion est encore plus manifeste chez les quelques animaux domestiques que nous avons étudiés et tout spécialement sur le cheval. Chez le bœuf, toutefois, le très grand élargissement des côtes, à partir du milieu de leur longueur réduit la largeur de l'espace intercostal au point que les insertions osseuses se retrouvent seules.

Quoi qu'il en soit de ce premier point, il nous a paru que, contrairement aux données habituellement admises rappelées dans notre court historique, l'intercostal externe s'arrête, en tant que formation musculaire distincte, beaucoup plus loin du sternum qu'il n'est classique de le dire. Dans la très grande majorité des cas chez l'homme, le muscle n'arrive pas jusqu'à l'extrémité osseuse de la côte. Nous avons trouvé comme distance moyenne séparant la terminaison du muscle de l'extrémité ventrale de l'espace intercostal 3 cm. pour le 1er espace, 7 pour le 2e, 9 pour le 3e, 8 pour le 4e, 8 pour le 5e, 12 pour le 6e, 15 pour le 7e, 18 pour le 8e, 16 pour le 9e, 3 pour le 10e et le 11e. Ce recul nous paraît tenir à la pression exercée par les muscles puissants qui viennent s'insérer à ce niveau, tout spécialement le grand pectoral et le grand oblique. Rarement l'intercostal externe se poursuit au delà de leurs insertions et toujours par de très minces languettes musculaires.

Pour la même raison de compression et de suppléance, le muscle, très épais à son origine dorsale, s'amincit progressivement jusqu'à sa terminaison ventrale. Mais il se continue au delà par des bandelettes fibreuses-résistantes, nacrées, recouvertes par la mince aponévrose d'enveloppe du muscle. Ces fibres ne constituent pas un plan continu. Elles sont quelquefois interrompues par d'étroites bandes musculaires qui n'ont pas subi la régression fibreuse, et qui témoignent de la grande extension primitive du muscle. Leur orientation n'est pas parallèle à celle des faisceaux de l'intercostal externe. La cause peut en être cherchée dans l'inflexion subie par l'espace intercostal au niveau de la coudure en haut des cartilages.

Au niveau de cette coudure, surtout pour les fausses côtes, ces faisceaux fibreux sont plus épais et constituent un véritable ligament rayonné dans le 6e et le 7e espace.

Sur le cheval, nous n'avons pas retrouvé ce ligament intercostal externe. Il est vrai qu'à ce niveau les fibres de l'intercostal interne sous-jacent viennent faire hernie en quelque sorte dans l'espace intercartilagineux. Conservant la direction oblique en bas et en dehors de l'intercostal interne dont elles ne sont qu'un épaississement, elles relient les faces externes des cartilages. Leur importance physiologique doit être assez grande, si l'on en juge par leur développement anatomique. A s'en tenir à leur direction générale, ces faisceaux musculaires seraient antagonistes du triangulaire du sternum.

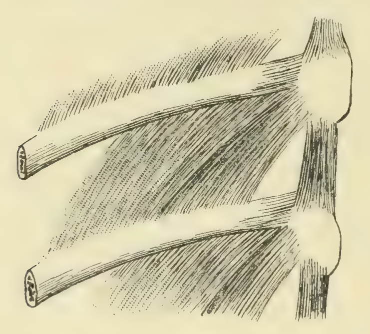


Fig. 1. — Préparation montrant la continuité du surcostal et de l'intercostal externe.

L'origine dorsale du muscle est plus constante, donc moins discutée. Il nous a paru toutefois que décrire, comme on le fait, les muscles surcostaux comme des formations anatomiques bien individualisées ne répond pas à la réalité. On ne peut trouver aucun interstice celluleux permettant de séparer les intercoscaux externes des surcostaux qui les continuent en dedans, plutôt qu'ils ne les recouvrent. Les trousseaux musculaires superficiels du surcostal s'individualisent uniquement par leur insertion supérieure sur le sommet de l'apophyse transverse. Les faisceaux profonds sont de véritables intercostaux. La terminaison dorsale de ce plan musculaire, très épaissi si l'on veut par les faisceaux superficiels dits surcostaux, est très nette. Elle limite, avec les trousseaux musculo-aponévrotiques intertransversaires et le ligament transverso-costal postérieur, un petit triangle qui est traversé par les troncs vasculo-nerveux dorsaux.

Signalons enfin, après Eisler, que les faisceaux de l'intercostal externe n'ont pas dans tout l'espace la même direction craniocaudale. Ces variations d'incidence se retrouvent même dans l'épais-

seur du muscle. Il semble que, suivant les points, le muscle tende à se mettre dans l'axe des fibres des masses musculaires qui le recouvrent et qui vont parfois se mêler à lui.

Ce muscle intercostal externe que nous venons d'étudier par sa face superficielle est très nettement limité au niveau de sa face profonde. Il y est recouvert par une très mince aponévrose d'enveloppe, simple condensation d'une couche de tissu cellulaire lâche qui le sépare des plans sous-jacents. On peut y rencontrer de la graisse, mais on y trouve toujours un filet nerveux bien décrit par Eisler. Détaché du tronc ventral au niveau de l'angle des côtes, il court entre les deux muscles intercostaux en s'épuisant progressivement dans l'intercostal externe.

La mise à découvert des espaces intercostaux est beaucoup plus facile sur leur face interne. La plèvre, sur un sujet sain, est facilement décollée grâce au fascia endothoracique qui n'est à ce niveau représenté que par un tissu cellulaire parfois infiltré de pelotons adipeux, et difficilement reconnaissable sous forme de lame fibreuse distincte. Le plan musculaire intercostal interne offre une tout autre apparence générale que celui de l'intercostal externe. Il est formé de languettes musculaires situées sur un même plan et très régulièrement parallèles. Leur insertion, sauf au niveau de la lèvre interne de la gouttière sous-costale, a une tendance très nette à empiéter sur la face interne de la côte, surtout sur celle qui est sous-jacente. Il résulte de cette très faible incidence des tendons d'insertion sur la surface osseuse un défaut de solidité, et toujours plusieurs de ces tendons sont arrachés lorsque l'on veut débarrasser exactement le muscle du mince tissu conjonctivo-graisseux qui le recouvre. Il existe une aponévrose d'enveloppe très nette qui envoie dans la profondeur une série de petites cloisons. Le muscle se trouve ainsi subdivisé en une multitude de petits faisceaux logés dans de petites niches aponévrotiques dont l'ensemble ressemble à un accordéon, suivant l'expression de Robinson. Chez certains sujets, il est possible de voir quelques fibres musculaires sauter une côte et se continuer dans l'intercostal interne voisin.

Cette tendance à l'union bout à bout de deux muscles voisins est très accentuée à l'origine dorsale du muscle. La cons-

tance et l'importance de ces faisceaux vont en augmentant dans le sens cranio-caudal. Ces faisceaux sous-costaux ne se séparent du muscle intercostal qui leur donne naissance qu'au moment où ce dernier va s'insérer sur la côte immédiatement supérieure. Il semble que cette insertion ait été empêchée par la corde du nerf intercostal légèrement en relief à ce niveau dans la cage thoracique. Les auteurs décrivent en général ces faisceaux sous le nom de muscles sous-costaux, et les placent dans un plan plus profond que celui de l'intercostal interne. Mais il ne s'agit manifestement que de fibres de l'intercostal interne, dont nous connaissons la tendance générale à empiéter sur la face interne de la côte ; ces fibres ne méritent pas d'être considérées comme des formations musculaires distinctes.

Dorsalement, l'intercostal interne, ou le sous-costal qui le représente, est toujours nettement limité à l'angle postérieur des côtes. Il est continué jusqu'aux corps vertébraux par une mince lame, celluleuse plutôt que fibreuse, et qui ne mérite pas le nom de ligament intercostal postérieur qu'on lui donne. Elle laisse voir par transparence le paquet vasculo-nerveux.

Au niveau de son tiers ventral, l'intercostal interne change d'aspect, du moins dans sa portion sous-nerveuse. Il s'amincit à ce point que le nerf paraît immédiatement sous-pleural. Si l'on glisse une sonde dans le trajet suivi par le nerf, on retrouve çà et là de très fragiles fibres musculaires ou aponévrotiques recouvrant le nerf, mais elles sont de si faible importance et si espacées que la formule donnée par Grynfeltt et Ducos nous paraît exacte. Cette formule est en outre fortement appuyée par ce que nous trouvons chez quelques animaux domestiques. Les dissertions des espaces intercostaux du cheval, du chien, du bœuf, du mouton et du porc nous ont permis d'aboutir aux conclusions suivantes.

Il existe un premier type caractérisé par la situation presque exclusivement sous-pleurale des nerfs intercostaux. Chez le porc, le mouton et le bœuf, le nerf dès son entrée dans le thorax s'engage sous l'intercostal interne et le traverse presque immédiatement après dans un canal très court, obliquement dirigé en avant et en dedans. Ce trajet sous- ou intra-musculaire ne dépasse pas 2 cm.

chez le mouton et le porc (exception faite pour le 12ᵉ espace où il atteint de 5 à 7 cm.). Chez le bœuf, il oscille entre 3 et 5 cm. Dans tout le reste de son trajet, le nerf est toujours en dedans du muscle jusqu'au moment où il disparaîtra sous le triangulaire du sternum. Or la longueur moyenne du 7ᵉ espace inter-

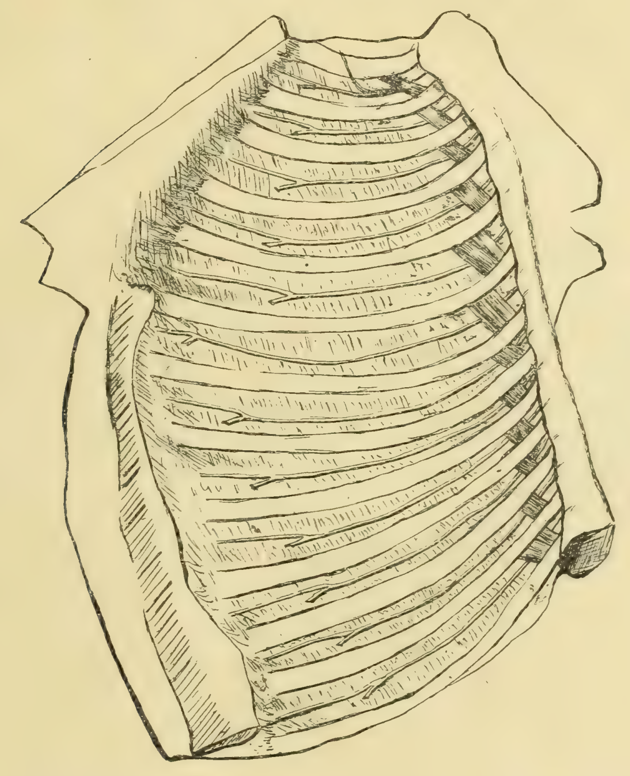


Fig. 2. — Thorax de bœuf (face endothoracique) montrant la situation sous-pleurale des nerfs intercostaux.

costal était de 21 cm. chez le chien, 23 chez le porc, 54 chez le bœuf. Il nous est donc permis de dire que le nerf est presque exclusivement sous-pleural. Mais cette formule n'est vraie que pour les muscles; le nerf reste en effet engaîné dans une gouttière fibreuse très résistante complétant seule en bas la gouttière sous-costale, et qui représente le dédoublement d'un plan fibreux tendu entre deux côtes voisines. Ce plan fibreux est renforcé dans la

profondeur par d'autres fibres nacrées très résistantes qui courent parallèlement au grand axe de l'espace intercostal.

Dans un deuxième type, intermédiaire entre le précédent et le type considéré comme classique chez l'homme, le nerf n'est que partiellement en dedans du muscle. C'est ainsi que chez le cheval le nerf n'est sous-pleural que dans le tiers ventral de son trajet dans les huit premiers espaces; dans les neuf derniers, il se comporte comme chez le bœuf, le mouton et le porc. Chez le chien, la topographie musculo-nerveuse est inverse et le nerf, presque complètement sous-pleural dans les six premiers espaces, est caché progressivement par l'intercostal interne dans les six derniers, au point de n'être parfois, dans le douzième, à aucun moment, en contact avec la plèvre.

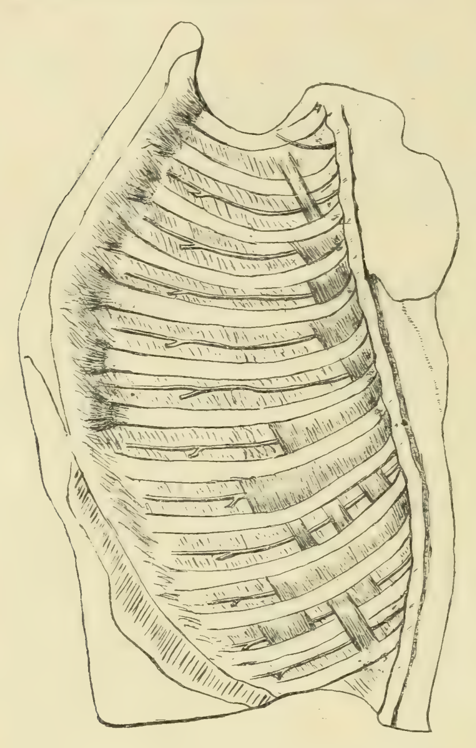


Fig. 3. — Thorax du chien (face endothoracique).

Mais cette étude du muscle intercostal interne par sa face endothoracique est insuffisante pour en faire comprendre la véritable constitution chez l'homme. Si nous glissons une sonde cannelée parallèlement au tronc nerveux, et si nous sectionnons tous les faisceaux musculaires qui le séparent de la plèvre, nous voyons qu'il reste en dehors de lui une assez grande épaisseur de muscles. Ces fibres profondes ont la même direction que celles qui ont été sectionnées. Ces deux couches se fusionnent immédiatement au-dessous du paquet vasculo-nerveux. Ce faisceau plus profond, ou

mieux cette seconde insertion plus externe de l'extrémité craniale de l'intercostal interne, commence environ à l'union du tiers postérieur avec le tiers moyen de la côte. Elle se poursuit en augmentant progressivement d'épaisseur (et c'est ici que notre description diffère de celle de Souligoux) jusqu'au bord du sternum. Nous avons vu plus haut que les faisceaux situés en dedans du nerf diminuent au contraire régulièrement d'épaisseur de leur origine dorsale à leur terminaison ventrale. Tout se passe comme si le nerf traversait le muscle dans ses deux tiers antérieurs et très obliquement d'arrière en avant et de dehors en dedans. L'intercostal interne, avec ses deux couches, se comporte vis-à-vis du nerf comme un muscle perforé. Mais, alors que le trajet intramusculaire du nerf est très court chez quelques-uns des animaux domestiques que nous avons étudiés, il est très long chez l'homme.

Cependant le nerf n'est pas en contact avec l'intercostal externe dans la première partie de son trajet, ainsi que pourrait le laisser croire la description précédente. Il en est séparé par une aponévrose nacrée, très solide, plus résistante au doigt qui voudrait l'effondrer que le muscle intercostal-interne lui-même. C'est sur cette aponévrose que repose directement le paquet vasculo-nerveux avant de s'engager dans l'interstice musculaire de l'intercostal-interne.

Ce plan fibreux commence dorsalement au niveau du ligament cervico-transversaire intercostal de Poirier. Cette origine, ainsi renforcée par ce ligament, limite, avec le corps vertébral, le petit orifice ostéo-ligamenteux par où passe le tronc du nerf rachidien. Les auteurs sont muets ou peu explicites sur cette aponévrose. Poirier dans son Arthrologie dit simplement : « Le bord externe du ligament cervico-transversaire intercostal se continue en dehors par une aponévrose qui se perd entre les muscles intercostaux. » Pour Eisler, « ce fascia de séparation ne doit pas être considéré comme une formation fixe. Fréquemment cependant, surtout au niveau des 7e, 8e et 9e espaces intercostaux, on trouve sur la face profonde de l'intercostal externe une lame de tissu rigide tendineux. » Cette lame par sa constance, par sa valeur et sa signification anatomique, nous paraît mériter mieux que ces quelques mots. Sauf dans les deux ou

trois premiers espaces, où nous la verrons remplacée par une formation musculaire, nous l'avons toujours retrouvée. Elle est très résistante dans toute la portion dorsale de l'espace laissée à découvert par l'intercostal interne. Ventralement, elle se poursuit jusqu'au point où le nerf commence sa traversée à travers les faisceaux de l'intercostal interne. A ce niveau, elle se dédouble et enveloppe les premiers et minces faisceaux de la couche externe

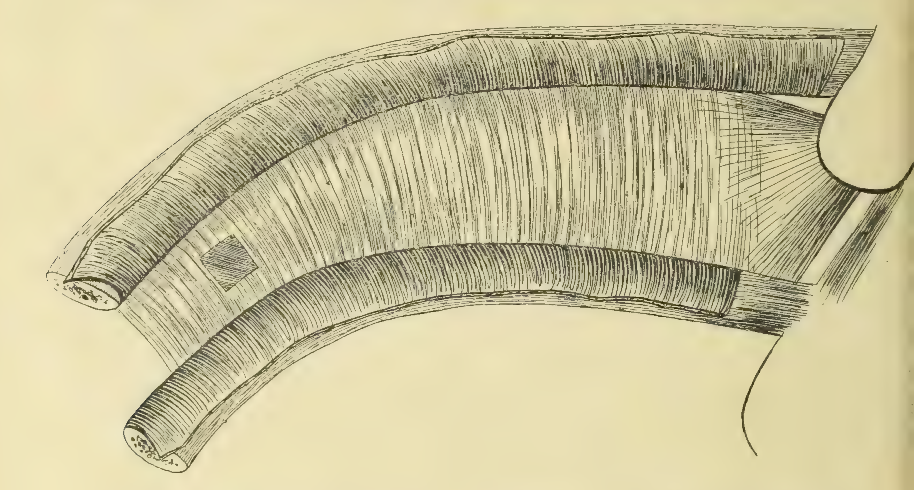


Fig. 4. — L'intercoscostal externe sectionné et rabattu laisse voir le plan aponévrotique qui prolonge jusqu'à la colonne vertébrale la couche externe de l'intercostal interne. A travers une fenêtre pratiquée dans cette aponévrose on aperçoit la couche interne ou profonde de l'intercostal interne.

de cet intercostal interne. Nous devons dire cependant que les fibres aponévrotiques qui la constituent n'ont pas la direction des faisceaux musculaires de l'intercostal interne. Elles sont plutôt verticales et non pas parallèles aux faisceaux de l'intercostal externe, comme le dit Eisler.

A son origine dorsale, outre les fibres de renforcement du ligament cervico-transversaire intercostal, obliques en bas et en dehors et fixées sur la côte sous-jacente, on trouve d'autres faisceaux obliques en haut et en dehors, où ils vont se fixer sur la côte sus-jacente. Comme les précédents, ils naissent de la face antérieure du sommet de l'apophyse transverse surplombant l'espace intercostal. L'aponévrose intercostale ayant de la sorte une structure

rayonnée rappelle le ligament lombo-costal qu'elle paraît représenter dans la cage thoracique.

C'est pendant son trajet à travers le muscle intercostal interne que le nerf émet sa puissante collatérale antérieure. Le faisceau qui

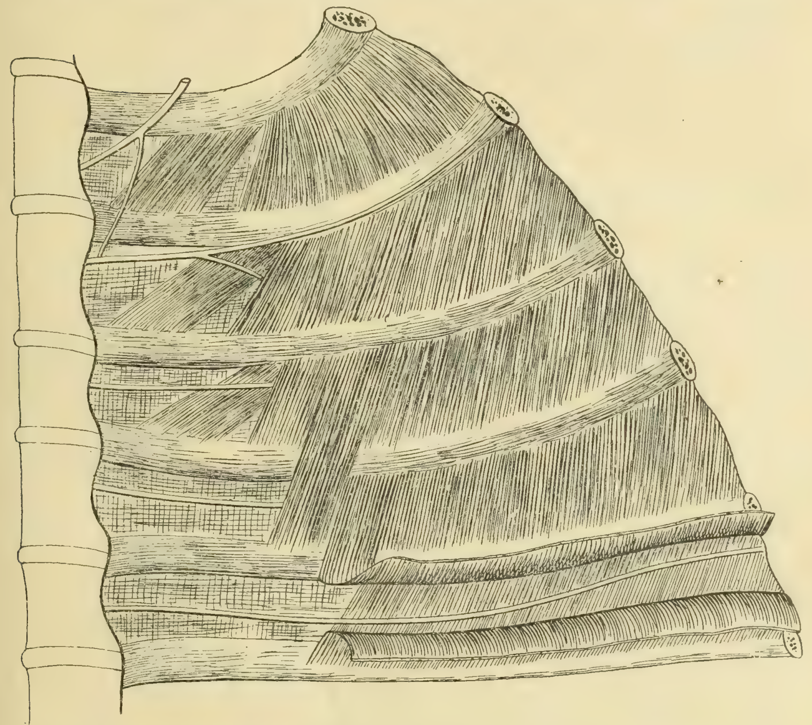


Fig. 5. — Face endothoracique de la portion dorsale des cinq premiers espaces intercostaux montrant le mode de constitution des sous-costaux et les faisceaux musculaires indépendants de l'intercostal interne qui séparent le tronc nerveux du plan aponévrotique sous-jacent.

continue son trajet jusque sous le triangulaire est de très petit volume.

Nous avons dit que dans les deux ou trois premiers espaces nous n'avions pas retrouvé la puissante aponévrose intermusculaire. Cependant là non plus le nerf ne repose pas sur l'intercostal externe. Il en est séparé par un petit muscle qui s'insère en haut sur le bord inférieur de la côte entre les deux muscles intercostaux. De là, il s'épanouit au bas et en dedans remplissant l'espace laissé libre par la terminaison dorsale de l'intercostal interne, derrière lequel il prend naissance par ses faisceaux supérieurs.

III. — Conclusion.

Pouvons-nous, d'après tout ce qui précède, aboutir à une schématisation nette de l'espace intercostal? La formule que nous proposons peut être discutée, mais elle a l'avantage de tenir compte de

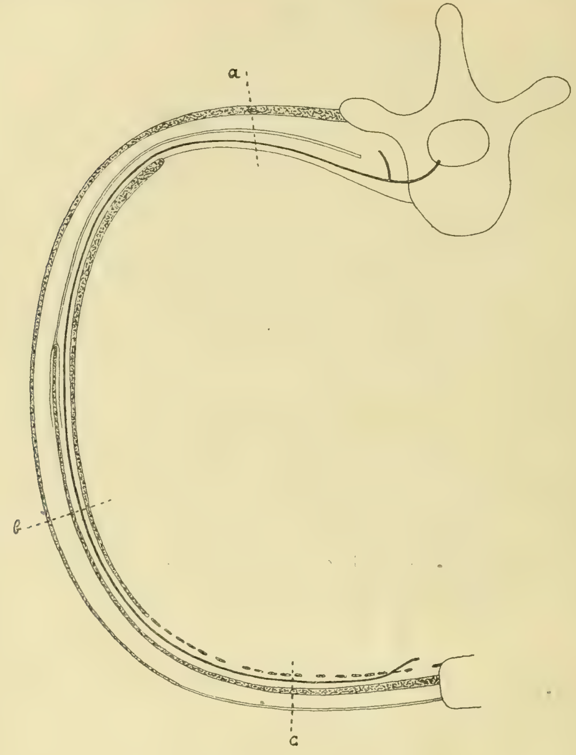


Fig. 6. — Schéma d'un espace intercostal type avec projection des éléments musculaires, aponévrotique et nerveux.

tous les éléments essentiels situés entre les côtes et de bien fixer leurs rapports réciproques.

Nous avons trouvé un premier plan formé dorso-ventralement par l'intercostal externe épaissi en arrière pour former le muscle surcostal des classiques, aminci en avant où il n'est plus représenté que par le ligament intercostal externe ou mieux antérieur.

Sur un second plan, nous rencontrons dorsalement l'aponévrose intercostale continuée par les faisceaux de l'intercostal interne

insérés en dehors du paquet vasculo-nerveux. Nous rappelons que ce plan musculaire augmente progressivement d'épaisseur dans le sens dorso-ventral.

Le plan le plus profond, en contact avec le tissu conjonctif appelé fascia endothoracique, commence dorsalement par le ligament intercostal-interne ou mieux postérieur. Il se continue à partir de l'angle postérieur des côtes, par les faisceaux sous-nerveux de l'intercostal interne, parfois remplacé par le muscle sous-costal. Ce plan musculaire, à l'inverse du précédent, diminue d'épaisseur d'arrière en avant. Le paquet vasculo-nerveux principal reste pendant tout son trajet situé entre le plan moyen et le plan profond.

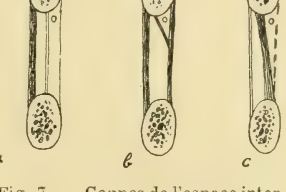


Fig. 7. — Coupes de l'espace intercostal suivant les lignes *a*, *b* et *c* du schéma.

Est-ce à dire que nous admettons avec Eisler l'existence d'un intercostal moyen? C'est là une subdivision dont la valeur didactique est incontestable. Anatomiquement, elle ne nous paraît pas soutenable. Il faudrait alors subdiviser en autant de muscles distincts tous ceux qui présentent dans leur intérieur un trajet vasculo-nerveux. Les coupes microscopiques d'espaces intercostaux de nouveau-nés colorées au picro-noir-naphtol nous ont démontré que, si le nerf chemine au milieu des faisceaux musculaires entre lesquels il se faufile en quelque sorte, jamais il n'est séparé de ces faisceaux par des formations conjonctives distinctes. Chez certains animaux comme le bœuf, le mouton et le porc, il faudrait conclure à la disparition presque absolue du muscle intercostal interne. Il vaut mieux admettre que, chez eux, le nerf traversant rapidement le plan musculaire, ce dernier a pu se reconstituer aussitôt comme formation musculaire indivise. Le passage entre ce dernier type et celui de l'homme nous est fourni par le type intermédiaire du cheval et du chien.

Toute cette complication apparente paraît donc liée au trajet suivi par le nerf. Un autre point résulte encore de cette étude, c'est la tendance à la transformation fibreuse de ces muscles, transformation qui s'effectue ventro-dorsalement pour le plan externe,

dorso-ventralement pour le plan interne. Faut-il y voir, avec Poirier et avec Merkel, l'indice d'une régression musculaire, ou au contraire, avec Wiedersheim, ce phénomène témoigne-t-il d'un perfectionnement? Cette dernière hypothèse serait confirmée par le grand développement de ces formations fibreuses chez les oiseaux dont les pectoraux sont cependant sept fois plus développés que ceux de l'homme (Robinson).

Ajoutons que, d'après les recherches de Maurer, l'ensemble des deux plans externe et interne de l'intercostal interne dériverait d'un muscle primitivement simple, homologue de l'oblique interne primaire du tronc des amphibiens urodèles. Il est vrai que Eisler, pour appuyer sa théorie, admet que l'intercostal intermédiaire est l'homologue de l'oblique interne secondaire du tronc, muscle qui est représenté au ventre par l'oblique interne. L'intercostal interne est alors l'homologue d'une partie du transverse du tronc qui aurait encore fourni dans le thorax les sous-costaux et le triangulaire du sternum et au ventre le transverse de l'abdomen.

Bibliographie.

BOLK. — Die Homologie der Brust — und Bauchmuskeln, *Morphol. Jahrb.*, 27 Bd. 1899 (Cité d'après Eisler).

CRUVEILHIER. — *Traité d'anatomie descriptive*, t. II.

DELMAS. — Note sur la situation des nerfs intercostaux chez quelques mammifères domestiques, *Soc. de Biol.*, 30 novembre 1912.

EISLER. — Die Muskeln des Stammes, *Handbuch der Anat. des Menschen*, 1912.

GRAY. — *Anat. descript. and Surgic.*, 1858, p. 257.

GRYNFELTT. — *Soc. scienc. méd. de Montpellier*, 26 janvier 1912; — In *Montpellier médical*, 1912.

GRYNFELTT et DUCOS. — *Soc. scienc. méd. de Montpellier*, 23 février 1912. — In *Montpellier médical*, 1912.

HENLE. — *Handbuch der Anat. des Menschen*, 2e édit., t. I, p. 101.

LE DOUBLE. — *Traité des variations du sytème musculaire de l'homme*, Paris, 1897.

LUSCHKA. — *Die Brustorgane des Menschen*, Tubingen, 1857 (Cité d'après Eisler).

MAURER. — Die ventrale Rumpfmuskulatur der Anuren Amphibien, *Morph. Jahrb.*, 22 Bd., 1894 (Cité d'après Eisler).

Mc CLELLAN. — *Anatomie des régions*, 1898.

MERKEL. — *Handbuch der topographischen Anat. des Menschen*, Braunschweig, 1885-1904.

POIRIER. — *Traité d'anatomie descriptive*, t. II, F. I.

ROBINSON. — Sur les logettes aponévrotiques des muscles intercostaux et leur signification en physiologie et en médecine. *Comptes rendus Acad. des sciences*, 23 janvier 1911.

SOULIGOUX. — *Pathogénie des abcès froids du thorax*, Thèse de Paris, 1894.

SPALTEHOLZ. — *Handatlas der Anat. der Menschen*, Leipzig, 1907.

SOULIÉ. — *Anat. Topogr.*, 1911, p. 282.

TESTUT. — *Trait. d'anat. hum.*, 6e édit., Paris, 1911, t. I.

WIEDERSHEIM. — *Vergleichende Anat. der Wirbeltiere*, Iéna, 1902 (Cité d'après Eisler).

Recherches sur la structure,
l'évolution et le rôle
de la Vésicule ombilicale de l'Homme

Par A. BRANCA

(*Suite* [1].)

CHAPITRE II

Histoire et Critique.

Il nous reste à justifier les stades que nous venons de distinguer dans l'évolution de la vésicule, en passant en revue les travaux parus sur cette question. Nous examinerons en dernier lieu les rapports de la vésicule et de l'intestin.

I. Période de formation. — Nous ignorons encore la façon dont se forme, chez l'homme, la vésicule ombilicale. Les plus jeunes embryons connus nous montrent le germe déjà pourvu d'un sac vitellin, absolument clos et, pour se faire une idée de cette étape initiale du développement, force est de recourir à l'examen d'embryons de mammifères.

Nous connaissons actuellement une série de jeunes embryons. Dans la description de chacun d'entre eux, on trouve quelques indications concernant la vésicule ombilicale. Pourtant, nombre d'auteurs passent sous silence cet organe embryonnaire, et j'ai souvent perdu beaucoup de temps à chercher sans succès les renseignements que j'espérais trouver sur le sac vitellin.

I. — Bryce (Th. H.) et Teacher (J. H.) ont observé, en 1908, un œuf 1 mm. 95 × 0,9 × 1 mm. 1) dont l'embryon mesurait environ 0 mm. 15. Le chorion, formé d'un syncytium et d'une couche cellulaire, limite une large cavité remplie d'un tissu délicat qui représenterait un mésenchyme primitif. Ce mésenchyme n'est pas encore cloisonné par le

1. Voir *Journal d'Anatomie*, n° de janvier-février 1913.

cœlome externe en feuillet pariétal et viscéral; on y trouve deux vésicules; l'une est irrégulière, volumineuse (168 μ), attachée en un point au chorion; elle est revêtue de cellules cubiques : ce serait l'amnios; l'autre est petite (42 μ) régulière, libre de toute connexion; elle est formée d'éléments très aplatis : ce serait le sac vitellin[1].

Il importe toutefois de faire des réserves sur la description de Bryce et de Teacher. L'œuf qu'ils étudient est assez mal conservé, comme le montrent le dessin que donnent les auteurs de trente coupes en série du rudiment embryonnaire. C'est par une reconstruction que Bryce et Teacher sont arrivés à donner la description que nous avons reproduite plus haut, et la planche VII figure la section des deux vésicules après « restauration ». Ces deux vésicules sont, d'ailleurs, représentées assez écartées l'une de l'autre, ce qui ne cadre guère avec les données de Peters et d'autres. De plus, sur l'un des dessins des auteurs, la vésicule ombilicale est très voisine du centre de l'œuf; sur la reconstruction, tout au contraire, le même organe est situé périphériquement, en dehors de la vésicule amniotique. D'où une contradiction inexplicable.

Peters (1899) a publié l'examen d'un œuf, contenant un embryon de 0 mm. 19. Situé dans un épaississement du mésoderme chorial, le germe nous montre à sa face dorsale l'amnios, et, à sa face ventrale, une vésicule ombilicale formée d'un endoderme syncytial, aplati et d'une couche mésodermique. La cavité vésiculaire contient des coagulations irrégulières, des boules et même quelques cellules. Il est impossible de savoir si la paroi vésiculaire est pourvue d'îlots de Wolff[2].

Siegenbeek van Heukelom nous fournit quelques renseignements sur un embryon de 1 mm., contenu dans un œuf de 7 à 7 mm. 1/2.

L'endoderme constitue un sac complètement clos; sur la partie qui contribue à former l'embryon, il est représenté par de petites cellules grenues, qui sont aplaties comme des cellules endothéliales; sur la vésicule ombilicale, les cellules sont cubiques; elles revêtent des plis glanduliformes. Entre l'endoderme et les saillies que forme la face externe de la splanchnopleure, on trouve des amas, faits de 3 ou 4 cellules à noyaux opaques; autour de ces amas, on croit voir une fine membrane anucléée. C'est là, sans doute, le début de la formation des vaisseaux dans l'aire vasculaire.

1. 1908. Bryce (Th. H.), and Teacher (J. H.), Contributions to the study of the early development and imbedding of the human ovum. I. *An early ovum imbedded in the decidua*, Glascow.

2. 1899. Peters, *Ueber die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium*, Leipzig und Wien.

3. 1898. Siegenbeck van Heukelom, Ueber die menschliche Placentation, *Arch. f. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte*, p. 1.

La figure 4 de l'auteur n'est malheureusement pas très démonstrative. L'endoderme y apparaît comme une nappe protoplasmique indivise, semée de noyaux. Ces noyaux sont disposés sur un seul rang, partout où l'endoderme est mince et coupé perpendiculairement à sa surface, et sur plusieurs rangs, dans le cas contraire. Avec le dessin auquel je fais allusion, il est impossible de se faire une idée précise de l'état de l'endoderme, du tissu conjonctif, des vaisseaux, et du mésothélium.

L'embryon de von Herff, étudié par Spee (1896), est long de 0 mm. 37. La vésicule, d'un diamètre relativement considérable (1 m. 083), paraît l'organe dont l'évolution est le plus avancée. V. Spee écrit au sujet de cet œuf[1].

« Die Auskleidung des Dottersackhöhle bildet eine durchweg einschichtige, aus cubischen Zellen bestehende Entodarmlage. Ihre mesoblastische Ueberkleidung bildet unregelmässige Buckel und Höcker, die besonders an dem Keimscheibenbereich abgewandten Dottersackpole äusserlich wie kleine Zapfen vorspringen. An solchen Stellen finden sich jedesmal Blutinseln zwischen Meso- und Entoblast eingelagert » (p. 8).

Mall[2] décrit deux couches à la vésicule d'un embryon de la seconde semaine (0 mm. 8). La couche externe est formée par le mésoderme et par des vaisseaux sanguins. Et Mall ajoute : « Juste beside the attachement of the vesicle to its stem, is a deep and short invagination of both layers of the vesicle. The walls of the invagination are somewhat thicker than those of the surrounding vesicle. »

Je donnerai dans la dernière partie de ce mémoire le résumé très complet de l'étude que Debeyre[3] a publiée sur la vésicule ombilicale de son embryon ; j'ai pu contrôler la description de cet auteur sur les coupes qu'il a eu la très grande obligeance de me communiquer : je n'y reviens point[4].

F. Keibel[5] (1890), sur un embryon d'environ 1 mm. (Embryon Bayer), trouve la vésicule constituée par un épithélium endodermique, dont les éléments sont fusionnés en syncytium ; cependant, de place en place (fig. 13), ces éléments sont cubiques, et nettement séparés les uns des

1. 1896. Spee (Graf von), Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies, *Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch.* Anat. Abth., p. 1.
2. 1893. Mall, A human embryo of the second week, *Anat. Anzeiger,* p. 630.
3. 1912. Debeyre, *Compt. Rend. Soc. de Biol.*, Paris, t. 72, p. 486.
4. 1912. Debeyre, Description d'un embryon humain de 0 mm. 9 (*Journal de l'anat. et de la physiologie*, t. XLVIII, p. 447-515.
5. 1890. Keibel (F.), Ein sehr junges menschlichen Ei, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Anat. Abth., p. 250.

autres. Au-dessous de cet épithélium, disposé sur une seule couche, sauf en un point très limité de la vésicule où il compte deux assises, s'étale un feuillet mésodermique semé d'ébauches vasculaires et sanguines, au nombre d'une vingtaine (figure 12). Ces ébauches sont situées non point au voisinage immédiat de l'embryon, mais à quelque distance de lui, comme v. Spee l'a déjà noté. On distingue déjà l'endothélium vasculaire, aplati, et les éléments sanguins, caractérisés par un noyau arrondi ou ovalaire et par un corps cellulaire exigu. Sur la figure de Keibel, ces cellules sanguines sont noyées dans une masse homogène, moins vivement colorée que le cytoplasma, sur laquelle l'auteur ne formule aucune opinion.

Giacomini[1] donne quelques renseignements sur la vésicule du jeune œuf qu'il a étudié. La vésicule, fortement déprimée latéralement, occupe le centre du cœlome. Ses deux grands diamètres mesurent 1 mm. et 0 mm. 4. Trouvée sur 77 coupes de la série, la vésicule présente un revêtement interne de cellules cubiques, et un revêtement externe moins régulier (mésothélium). Entre les deux assises épithéliales, le tissu conjonctif montre les premiers rudiments des îlots de Wolff. Chacun de ces îlots est formé de quatre à huit cellules à noyau central, volumineux et bien coloré, à cytoplasme légèrement teint par le carmin. A ce point de vue, la vésicule observée par Giacomini est intéressante, puisque les îlots de Wolff « si troverebbe in un periodo alquanto anteriore a quella dell' embryone v. Herff di Spee ».

L'œuf d'Eternod (embryon Wuill.) qui contient un embryon de 1 mm. 3 possède un intestin sur lequel la notocorde détermine la formation d'une gouttière. L'intestin s'unit largement à la vésicule par une surface de section triangulaire dont la base est tournée vers l'ébauche cardiaque. La vésicule, beaucoup plus volumineuse que l'embryon, présente une apparence bosselée; son endoderme vitellin est nettement limité et dépourvu de diverticules; les vaisseaux y sont nombreux et communiquent avec l'anse vitelline décrite par Eternod[2].

Sur un œuf de His[3] (Pièce XLIV) long de 8 mm., large de 7 mm., il existait, contre le chorion, une formation longue de 1 mm. 4 qui comprenait une vésicule arrondie, l'amnios, et un corps ellipsoïde (0 mm. 85 × 0,6), la vésicule ombilicale.

1. 1897. C. Giacomini, Un ovo umano di 11 giorni, *Giornale della accademia di medicina di Torino*, p. 735.
2. 1904. Eternod. Zwei mensliche Embryonen von 1 mm. 3 und 2 mm. 11 (*Gynækologia helvetica*, IV, s. 21-23).
3. 1882. W. His, *Anatomie menschlichen Embryonen*, Heft 2, p. 87, Leipzig.

Guicciardi[1] ne donne aucun renseignement sur la vésicule ombilicale du jeune embryon qu'il a examiné; sur la coupe d'ensemble de l'œuf, je relèverai toutefois un détail : ce sont les variations d'épaisseur considérable que présente déjà la paroi de la vésicule ombilicale.

Sur l'embryon de Frassi[2] (1 mm. 17), la vésicule ombilicale constitue presque tout l'œuf. Les trois feuillets blastodermiques sont développés. La vésicule ombilicale est d'épaisseur très variable selon les points considérés; au voisinage de l'embryon et de l'amnios elle est mince (50 μ); au pôle de l'œuf opposé à celui qu'occupe l'embryon, elle est épaisse, et montre la coupe de trois vaisseaux assez rapprochés les uns des autres.

L'endoderme est représenté par une assise cellulaire assez mince où des noyaux ovoïdes sont plongés dans une masse protoplasmique indivise. Il repose sur une lame mésodermique, que traversent des vaisseaux, gorgés de globules sanguins nucléés. Cette lame est mince par places, épaisse en d'autres.

Le mésothélium, beaucoup plus volumineux que l'endoderme vitellin, est formé de cellules polyédriques, bien délimitées, à noyaux arrondis. Ces cellules, aplaties par places, très hautes ailleurs, sont disposées sur un seul rang. L'obliquité de certaines coupes explique sans doute que ces éléments paraissent, ici et là, superposés sur deux assises (fig. 15 et 16).

L'embryon de Glœvecke, étudié par v. Spee, est long de 1 mm. 54. A son sujet, v. Spee écrit :

« Das Entoderm kleidet durchweg in einschichtiger Lage meist cubischer Zellen den Dottersack völlig aus. Von da ab, wo es auf die ventrale Seite der Keimscheibe umbiegt, werden seine Zellen platter, nur in der Umgebung des Canalis neurentericus, sowie vorn von diesem in der Medianlinie finden sich cylindrische Zellen » (p. 163).

Dans le tiers proximal de la vésicule, le mésoderme est mince et avasculaire; dans les deux tiers distaux, il est épais, riche en vaisseaux qui déterminent, à sa surface externe, une série de saillies irrégulières[3].

1. 1902. Guicciardi (G.), A proposito di un uovo umano delle'età circa di quindici giorni, *Annali di obstetricia e ginecologia*, t. XXIV, p, 176.

2. 1908. Frassi L., Weitere Ergebenisse des Studiums eines junges menschlichen Eies in situ, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXI, p. 667.

3. 1889. Spee (F. Graf v.), Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus, *Arch. f. Anat. u. phys.*, *Anat. Abth.*, p. 159.

J'ai dit précédemment (p. 33) les particularités que présentait l'embryon de W. E. Dandy : je n'y reviens point[1].

Beneke[2] a eu l'occasion d'étudier un embryon humain de 1 mm. 86 et de s'exprimer ainsi sur le sujet qui nous intéresse.

« Mit der Dotterhöhle ist die Markamnionhöhle durch ein chordartige Zellmasse verbunden, welche durch einen Canal neurentericus schräg durchsetzt wird. Die seitlich anliegenden mesodermalen Zellanlagen sind sehr schmal, und noch nicht characteristisch differenziert. Ein Allantoisgang der Dotterhöhle tritt nicht deutlich hervor...

Das Epithel der Dotterhöhle welche im ganzen sehr lang spindelförmig ausgezogen und weiter als die Markamnionhöhle ist, ist im gebiet des Hensenchen Knotens dichter gedrängt und hoher als in den weiter entfernt gelegenen Teilen in welchen es mehr endothelähnliche Formen aufweist. Die Spitze des Dottersackes ist sehr fein; sie ist von Chorionbindegewebe umhüllt und durch solches mit dem benachbarten Choriongewebe der Eihulle verbunden. Es geht also ein Choriongewebestrang der Lange nach durch die ganze « Eihöhle » hindurch welcher eben den Embryo einschliesst und an seinem Schwanzende besonders dick und gefässreich ist » (p. 772-773).

Krœmer[3] et Hennig ont étudié deux jeunes œufs de la même taille que l'œuf de Beneke.

L'embryon de Krœmer, recueilli par Pfannestiel, est, au dire de Born, âgé de douze à quatorze jours; il a 1 mm. 8, non compris le pédoncule ventral. Les trois diamètres de la vésicule atteignent 1,1 × 1,4 × 1,5. La vésicule est formée d'une assise endodermique, à cellules nettement séparées, et d'une couche mésodermique, semée de vaisseaux. Le mésothélium n'est pas visible.

La vésicule de l'embryon de Hennig[4] (1 mm. 8) atteint 3 mm. 3. Elle « lasst den Kopf des Embryo am Unfang noch weit hinter sich und noch heute Aeste der Dottergefässe zum Herzen erkennen ».

Il existe encore une série de jeunes œufs. Je n'ai pu me procurer la description de certains d'entre eux, et je ne puis rien dire des cas

1. 1910. Dandy (Walter E.), A human embryo with seven pairs of somites measuring about 2 mm in length, *The American journ. of anat.*, t. X, p. 85.

2. 1904. Beneke, Ein sehr junges menschlichen Ei (Ost- und Werpreuss. Gesellschaft für Gynäkologie, *Monatsch. für Geburts. und Gynäkologie*, Bd. XIX, s. 771.

3. 1903. Krœmer, Wachsmodell eines junges menschlichen Embryo, *Verhandlungen der deutschen Gesellschaft für Gynäkologie*, p. 539.

4. 1873. Hennig, Ueber eines des jüngsten menschlichen Eier und über Fortbestand der Allantois, *Arch. für Gynäkologie*, t. V, p. 169.

publiés par Jung, Mertens, Leopold, Chiarugi. En revanche, j'ai lu la description d'une série de pièces qui ne nous apprennent rien ou à peu près sur la vésicule de jeunes embryons humains, et je fais allusion pour l'instant aux observations de Warthon Jones (1839) [1], d'Allen Thomson (1839)[2], de Reichert (1873)[3], de Breuss (1877)[4], de G. Schwalbe (1879)[5], de C. Kupffer (1888)[6].

Une pièce d'Eternod[7] (Œuf Du Ga.), de 16 mm. 3, renferme un embryon de 2 mm. 11. La vésicule ombilicale s'abouche largement avec l'intestin, et l'abouchement dont la forme rappelle celle d'un triangle curviligne à base supérieure s'étend de la limite postérieure de l'intestin céphalique[8] jusqu'à la limite antérieure du large intestin terminal.

Cova[9] a étudié un œuf de la deuxième semaine (2 mm. 04) et nous donne quelques détails sur la vésicule ombilicale (p. 132) qui est ici aplatie, du fait, dit l'auteur, de la résorption de son contenu.

Cette vésicule s'unit par un fin canal à l'intestin. Sa couche interne est formée d'un épithélium simple, cubique, à éléments nettement individualisés; les noyaux de cet épithélium sont ronds, vivement colorés. Çà et là, on trouve, parmi ces éléments, de grosses cellules qui font saillie dans la lumière de la vésicule et possèdent un noyau énorme et sphérique.

La couche externe est formée de cellules conjonctives à protoplasma peu développé et d'une substance intercellulaire peu abondante, on y voit aussi des ébauches vasculaires « die bei der Dünnheit derselben

1. 1837. Warthon Jones (Th.), On the first changes in the ova of the mammifera in consequence of impregnation and on the mode of origine of the chorion, *Philosophical Transactions*, Royal Soc. of London, 1837, p. 2.

2. 1839. Thomson (Allen), Contribution to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week. after conception, with a description of some early ova, *The Edimburg med-and surg. Journal*, t. LI, p. 119. [Ce mémoire contient une bibliographie des travaux antérieurs.]

3. 1873. Reichert, Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenformigen Früchte der Säugethiere und des Menschen, *Monatsberichte der königlich. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, p. 108.

4. 1877. Breuss (K.), Ueber ein menschlichen Ei aus der zweiten Woche der Gravidität, *Wien. med. Wochenschrift*, S. 502. *Vésicule de* 0,5 × 1,5.

5. 1879. G. Schwalbe, Ein frühzeitige menschl. Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande, *Zeitschrift für Geburts. und Gynäkologie*, Bd. IV, s. 197 à 209.

6. 1888. C. Kupffer, Decidua und Ei des Menschen am Ende des ersten Monats, *Münchener medizinische Wochenschrift*, t. XXXV, n° 31, p. 515 (vésicule de 3 mm.).

7. 1896. Éternod A. C, F., Sur un œuf humain de 16 mm. 3 avec embryon de 2 mm. 11; utérus et annexes, *Actes de la Société helv. des sciences naturelles*, p. 164-169.

8. Marqué par le bord inférieur du repli cardiaque.

9. 1907. Cova E., Ueber ein menschlichen Ei der zweiten Woche, *Arch. f. Gynäkolog.*, t. LXXXIII, p. 83.

nicht in ihrer Dicke enthalten sein können, sondern ein wenig nach aussen emporragen ».

La figure 12 de Cosa nous montre l'épithélium endodermique à cellules régulières, une zone conjonctive formée de noyaux assez serrés, étalés parallèlement à la surface interne de la vésicule, et disposés sur deux ou trois rangs. Une cavité ovalaire que l'auteur considère comme un vaisseau soulève le tissu conjonctif et détermine un pli à la surface de la vésicule qu'un mésothélium ne recouvre point.

Un embryon de Kollmann[1] de 2 mm. 5 est muni de treize segments primordiaux. L'endoderme embryonnaire est constitué par des cellules discoïdes, en dehors de la région où se forme la notocorde qui ne s'est pas encore isolée dans le mésoderme. L'endoderme vitellin est formé de cellules cubiques, régulières, bien limitées, et disposées sur un seul rang.

W. Félix[2] a étudié quatre embryons humains : celui de Pfannstiel-Krœmer, long de 1 mm. 38, l'embryon III de Pfannstiel, long de 2 mm. 6, les embryons 335 et 340 de R. Meyer, longs le premier de 1 mm. 73, le second de 2 mm. 5. L'embryon III de Pfannestiel nous intéresse particulièrement ; la figure 10 de Félix nous montre la vésicule en large continuité avec l'intestin ; dans le mésoderme, revêtu d'une assise de cellules endodermiques plus ou moins hautes, on trouve des îlots de Wolff (Blutinsel) qui au voisinage de l'embryon, sur le côté gauche de la figure, sont canalisés, tandis qu'ils sont encore pleins sur le reste de la vésicule. Il y a là un fait tout différent de celui qu'annonce v. Spee qui voit les vaisseaux se former et se différencier, tout d'abord, au pôle distal de la vésicule ombilicale.

Sur l'embryon de 2 mm. 69 étudié par F. v. Spee[3], un léger rétrécissement marque la limite de l'intestin et de la vésicule ombilicale. L'endoderme vitellin est individualisé par places, et ailleurs formé de plaques protoplasmiques semées de trois ou quatre noyaux qui sont allongés dans un sens ou dans l'autre.

Janosik[4] a examiné deux jeunes embryons de 3 mm. bien que l'un fût contenu dans un œuf de 8 mm. et le second dans un œuf de 15 mm.

1. 1907, Kollmann, *Atlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen.*
2. 1910. W. Felix, Zur Entwickelungsgeschichte der Rumpferarterien des menschlichen Embryo, *Gegenbaurs morphologisches Jarbuch*, Bd. XLI, s. 577.
3. 1887. Spee (F. Graf von) Ueber einen menschlichen Embryo von 2,69 mm. längstem geraden Durchmesser, *Mitt. f. d. Ver. Schlesw. Holst. Aertze*, t. XI. (Je ne connais ce mémoire que par une analyse.)
4. Janosik (J.), Zwei junge menschliche Embryonen, *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXX, p. 559.

La vésicule du premier est rejetée sur le côté gauche. Elle contient de nombreux vaisseaux sanguins.

La vésicule ombilicale est unie par le canal vitellin à l'intestin « Das Darmepithel welche sich in den Ductus zieht, wird Schritt für Schritt niedriger und im Ductus selbst ist es cubisch, einschichtig und so bleibt es in der ganzen Blase nur mit dem Unterschiede das der innere Teil der Zellen in der Nabelblase einen hellen, gelblichen Saum aufweist. »

La vésicule compte trois couches : l'interne est formée d'un épithélium cubique; la moyenne par du tissu conjonctif et des vaisseaux; l'externe par un épithélium cœlomique presque cubique.

Broman[1] qui a étudié un embryon de 3 mm., figure, sur une reconstruction, un pédicule vitellin d'un diamètre vertical d'environ 0 mm. 12, diamètre sensiblement égal à celui de l'intestin; et ce pédicule court au-dessous du cœur et au-dessus de l'extrémité caudale de l'embryon fortement infléchie. Malheureusement l'auteur passe sous silence la vésicule ombilicale.

Bremer ne donne aucun renseignement sur la vésicule de l'embryon de 4 mm. qu'il a examiné.

Mlle S. P. Gage[2] a examiné un embryon de vingt et un à vingt-cinq jours, de 4 mm. 3. Elle se borne à dire que la partie de l'intestin qui fait suite au duodénum présente une large union (260 μ) avec la vésicule ombilicale.

Sur une reconstruction, le canal vitellin présente une paroi qui s'élargit progressivement en se rapprochant de la vésicule; sa lumière garde le même diamètre. Plus en avant, en regard de la moitié antérieure du cœur, elle présente une dilatation fusiforme.

Jankelowitz[3] sur un embryon d'Hertwig de 4 mm. 7, trouve une vésicule ombilicale déjetée sur le flanc droit de l'extrémité caudale; son grand diamètre atteint 5 mm. 8.

Mall[4] qui a étudié cinquante œufs humains pathologiques note que beaucoup d'entre eux sont vésiculeux. « In all of them, there is a vesicle

1. 1896. Broman (I.), Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm. Lange mit spezieller Bemerkung über die bei demselben befundlichen Hirnfalten, *Morphologische Arbeiten*, Bd. V, s. 169.
2. 1905. Gage (S. P.), A three weeks human embryo with especial reference to the brain and the nephrectic system, *The american Journ. of Anatomy*, t. IV, p. 413.
3. 1895. Jankelowitz (A.), Ein junges menslichen Embryo und die Entwickelung des Pancreas bei demselben, *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLVI, p. 709.
4. 1900. Mall (F. P.), A contribution to the study of the pathology of early human embryos, *The Johns Hopkins, Hospital Reports*, t. IX, p. 1.

which shows many of the characteristics of the umbilical vesicle with bloodislands imbedded within its walls. »

Quand les vaisseaux se sont formés dans la vésicule ombilicale, les grandes lignes du corps de l'embryon se constituent, et c'est alors seulement (fin de la deuxième semaine) que les vaisseaux du jeune être s'étendent jusque dans le chorion. L'auteur donne une série de figures concernant la vésicule ombilicale, mais nous ne pouvons nous arrêter à son travail, et cela pour plusieurs raisons : il s'agit d'embryons pathologiques; d'autre part, les dessins de Mall n'ont aucun intérêt histologique, parce qu'ils ont été exécutés à un grossissement beaucoup trop faible.

II. Période d'état. — La période d'état est essentiellement caractérisée par la tendance de l'endoderme vitellin à se stratifier par places, par le développement que prennent les bourgeons pleins et les diverticules creux édifiés par cet endoderme, par la riche vascularisation du sac vitellin.

Autant sont nombreux les documents que nous possédons sur le premier stade d'évolution de la vésicule, autant sont rares les renseignements qui concernent la période d'état. Ces renseignements se réduisent à une brève description de Phisalix, au travail de Meyer, bref et substantiel, mais qui concerne surtout les diverticules glandulaires. J'ajoute à cette liste les deux publications de Jordan (1907 et 1910) dont j'ai suffisamment parlé, mon mémoire de 1908 et le récent travail de Norberg (1912).

Je me contenterai donc ici de rappeler les recherches de Phisalix, de fixer l'état de nos connaissances sur les diverticules endodermiques et d'analyser le mémoire de Norberg.

Phisalix[1] a étudié la vésicule d'un embryon de 10 mm. Cette vésicule ovoïde présente un diamètre maximum de 6 mm. 5. Le canal vitellin, qui communique avec l'intestin montre « une lumière très étroite... limitée par un épithélium de même nature que celui de l'intestin. Bientôt ce canal change complètement d'aspect; il s'élargit, et son épithélium se modifie considérablement. Les cellules épithéliales, d'abord petites et serrées comme dans l'intestin, deviennent volumineuses et sont moins fortement colorées par le carmin. Le noyau a doublé et même triplé de volume; il est devenu vésiculeux, clair, et renferme deux à trois nucléoles. La membrane d'enveloppe, épaisse, est très réfringente. La

1. 1888. C. Phisalix, Étude d'un embryon humain de 10 mm., *Archives de zoologie expérimentale*, 2e série, t. VI, p. 279.

cellule qui la contient, devenue très grande, est aussi vésiculeuse avec des granulations protoplasmiques éparses. Elle est limitée par une membrane d'enveloppe épaissie, qui du côté de la lumière du canal constitue en se réunissant avec celles des cellules voisines un véritable plateau. Très souvent la même cellule renferme deux ou trois noyaux plus petits. Quelques-unes, plus rares, contiennent un grand nombre de petits noyaux, serrés les uns contre les autres, véritables cellules à noyaux multiples. Cette disposition est loin d'être uniforme sur toute la longueur de ce canal. En certains points, ces cellules épithéliales sont tellement nombreuses qu'elles obstruent la lumière du canal; en d'autres, le canal est très large, mais il renferme en son milieu un amas de cellules qui ressemblent à s'y méprendre à des globules sanguins. » Il s'agit « peut-être là de phénomènes de dégénérescence en rapport avec l'évolution régressive de la vésicule ombilicale ».

Les ébauches des diverticules endodermiques, signalées pour la première fois par Tourneux, apparaissent relativement tôt. Elles n'existent pas encore sur un embryon de 2 mm. 11 (Eternod), mais elles sont signalées sur des embryons de 3 mm. 4 (Eternod), de 4 mm. (Strahl), de 4 mm. 2 (Jacobi). Vestberg (1899) les trouve, comme moi, nombreuses, chez un embryon de 5 mm., et Gaylord sur un embryon de 6 mm. 25.

A. W. Meyer fixe leur apparition plus tôt encore. Sur des embryons de la seconde semaine (Embryons de 0 mm. 8 à 2 mm. 1), il trouve déjà des tubules qui sont clos à leurs deux extrémités et qui ne présentent, dit-il, aucune connexion avec l'endoderme vitellin. Ce fait mériterait, d'ailleurs, ample confirmation pour être accepté sans réserves.

C'est sur les embryons de quatre à cinq semaines (9 à 13 mm). que les diverticules arrivent à leur plein développement. Au nombre d'une cinquantaine par coupe[1], ils sont longs, larges, rarement ramifiés et perpendiculaires à la surface interne de la vésicule; de taille et de distribution irrégulière. ils donnent à la paroi vésiculaire qu'ils criblent de trous, l'aspect d'une délicate dentelle. De ces diverticules, les uns, assez rares, s'ouvrent dans la cavité vésiculaire, les autres sont transformés en kystes, mais souvent l'endoderme vitellin seul sépare la cavité vésiculaire de la cavité du kystique.

Sur les embryons de 33 à 50 mm. (neuf à dix semaines), les diverticules deviennent de plus en plus rares; ils disparaissent; des masses calcaires apparaissent dans la lumière de la cavité vitelline.

Meyer fait d'ailleurs remarquer que les diverticules affectent dans

1. Il n'existe qu'une vingtaine de tubes sur chaque coupe de la vésicule de mon embryon de 7 mm.

leur développement des variétés individuelles considérables. La vésicule d'un embryon de cinq semaines a parfois l'aspect que présente la vésicule d'un embryon de 9 à 10 semaines, et, pour ma part, j'ai observé un embryon de 2 centimètres qui ne possédait plus de diverticules annexés à l'endoderme vitellin.

Norberg[1] a récemment étudié la vésicule d'un embryon de trois semaines et celle d'un autre embryon de cinq semaines. Sur ces vésicules fixées dans le Carnoy et colorées dans l'hématoxyline-éosine, il a retrouvé une série de particularités que j'ai signalées quatre ans avant lui. Norberg, d'ailleurs, semble ignorer mes recherches sur le sac vitellin.

Sur l'embryon de 3 mm., il constate l'état variable de l'endoderme (simple ou stratifié), les appareils ciliés (Pseudostäbchensaum), le noyau muni d'un ou deux nucléoles, et dont le siège variable est en rapport avec le stade de la sécrétion; il dessine aussi, mais assez vaguement, les formations filamenteuses ou lamellaires de cytoplasme, et retrouve les grosses masses basophiles sur lesquelles je me suis expliqué précédemment.

Il signale dans l'endoderme vitellin des phénomènes de sécrétion très nets, mais très complexes. Selon Norberg, il existe, tout d'abord, dans l'endoderme vitellin, des grains éosinophiles et des mottes basophiles de taille variable. Bientôt, le contenu cellulaire se dissout progressivement, de la base au sommet de la cellule, et cela jusqu'à ce que la cellule soit criblée de vacuoles dont les parois dessinent un réseau délicat. Mais avant que les phénomènes de liquéfaction n'aient atteint le pôle apical, le réseau commence à se charger de grains acidophiles et de mottes basophiles. Pendant tous ces processus de sécrétion la cellule garde un aspect à peu près identique. Pour excréter ses produits d'élaboration, elle élimine de petites vésicules à travers la « Pseudostäbchensaum » qui paraît garder son intégrité pendant toute la durée du processus sécrétoire.

Je ne puis confirmer le processus décrit par Norberg; j'estime que ses vésicules de sécrétion sont dues à une fixation défectueuse, et je m'étonne de le voir s'étendre sur ce mécanisme d'excrétion pour conclure que la vésicule est un organe de sécrétion interne qui régularise le chimisme organique.

Enfin sur l'embryon de trois semaines, Norberg est frappé par la taille et le nombre des vaisseaux de la vésicule et par le développement de tissu conjonctif lâche.

Sur l'embryon de cinq semaines, l'endoderme vitellin présente de

1. 1912. Norberg (J.), Beiträge zur Kenntnis des Dottersackes bei menschlichen Embryonen der 3 und 5 Woche, *Anat. Hefte*, Bd. XLV, H. 3, S. 613.

grandes variations d'aspect, d'un point à un autre. Les diverticules ont augmenté de nombre et se sont accrus; Norberg les croit revêtus d'un seul rang de cellules, munies d'une « Pseudostäbchensaum » que je n'ai jamais pu voir. Les phénomènes sécrétoires qu'on observe sont identiques à ceux que présente la vésicule de l'embryon de trois semaines; toutefois, la bordure cellulaire disparaît quand l'excrétion est très abondante. Sur cette seconde vésicule, l'endoderme a pris un grand accroissement; le tissu conjonctif est dilacéré par les diverticules qu'émet l'endoderme; les vaisseaux sont plus rares et plus petits qu'au stade précédent.

L'auteur décrit enfin un processus d'hématopoièse qui ne me paraît nullement convaincant et sur lequel je juge inutile de revenir (voir page 33).

III. Période de régression. — La régression de la vésicule ombilicale a peu préoccupé les histologistes, et si les documents sur la structure de la vésicule, au terme de la grossesse, sont assez nombreux, nous ne savons presque rien du processus qui provoque cette régression.

Cette régression[1], d'ailleurs, ne paraît jamais être complète : en d'autres termes, la vésicule ne semble jamais disparaître complètement.

S. B. Schultze[2], dès 1860, dans un court mémoire que je n'ai pu malheureusement me procurer, soutient que la vésicule ombilicale existe constamment dans le délivre du fœtus à terme.

1. La dégénérescence du sac vitellin n'est pas spéciale au sac vitellin de l'homme. Elle a été indiquée par Selenka, par R. Rohre.

Selenka, qui s'était d'abord mépris sur la vésicule ombilicale des Primates, a plus tard reconnu et corrigé lui-même son erreur. (Comparer à ce sujet les deux articles de Selenka parus en 1898 dans le *Biologisches Centralblatt*, p. 552 et p. 808).

Selenka (1891-1899) dans ses *Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere* (H. 7, Entwickelung des Gibbon, *Hylobates und Siamanga*, p. 169) note que la vésicule ombilicale présente tout d'abord une structure glandulaire; plus tard, elle s'aplatit et devient le siège de phénomènes de résorption.

Rudolph Göhre, dans le fascicule V (2e partie) de l'ouvrage de Selenka, a étudié la vésicule ombilicale et le placenta de Pteropus edulis L. Il a observé la dégénérescence de cet organe, et il écrit : « Einmal wird derselbe durch Wachstum des Embryos und durch Abnahme seines Lumens passiv aus der ehedem dorsalen embryonalem Lage auf die linke beziehungsweise Bauchseite des Embryos verschoben, und weiterhin falten sich die Dottersackwandungen, ähnlich wie beim losen Zusammenballen eines Tuches, so dass sie in innigen Konnex treten. Wichtig und bemerkenswert ist dabei dass die Degeneration des Organes sich nicht mit auf seine Vaskularisation enstreckt, im Gegenteil hält die Erweiterung der Gefässe ziemlich gleichen Schritt mit derjenigen in der Atlantois. Durch den Druck des mit Fruchtwasser sich füllendem Amnios wird der gefaltete Dottersack platt gedrückt. Auf diesen Prozess der Degeneration des Dottersackes folgt eine Wucherung der zelligen Elemente des Organes, deren Beginn in einem Präparate, dem Alter der Gravidität nach im nächsten nach dem zuletzt beschriebenen, gefunden wurde » (p. 225 et suivantes).

2. 1861. S. B. Schultze, *Das Näbelbläschen ein constantes Gebilde der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes*, Leipzig (cité d'après Lönnberg).

Dans l'édition française de son Embryologie, Kölliker[1] écrit : « A la fin de la vie fœtale, le sac vitellin subsiste encore presque sans exception... Il mesure alors de 4 à 7 mm.; il est placé le plus ordinairement en dehors de la région placentaire et adhère habituellement à l'amnios. Le conduit omphalo-mésentérique lui-même et, dans certains cas rares (1 cas sur 900, d'après Hartmann), les vaisseaux de même nom peuvent encore se retrouver à cette période au voisinage de la vésicule. Celle-ci maintenant contient à son intérieur de la graisse et des carbonates, en quantité variable. »

Une série de travaux [Ahlfeld (1875), Kleinwächter (1875), Ruge (1877), Rauber (1880), Hansen (1885), Rogie (1892), Bovero (1895), W. Thomas (1900), Ingolf Lönnberg (1901), Pfeiffer (1902)] ont confirmé ces diverses données, et nous savons aujourd'hui que la présence de la vésicule est constante au moment de la naissance.

Ce n'est pas à dire, cependant, que sa recherche soit toujours aisée; elle est petite, et souvent difficile à découvrir. Aplatie entre le chorion et l'amnios, elle affecte la forme d'une vésicule ou d'un corpuscule solide, arrondi ou ovale, blanc ou jaunâtre, de 1 à 7 mm. de diamètre. Il existe d'ailleurs des vésicules plus petites encore comme il en existe de plus grosses. Meyer, sur une grossesse à terme, a trouvé une vésicule de 15 mm. × 10 mm., sur laquelle il ne donne malheureusement aucun détail histologique.

Comment trouver la vésicule?

Le fil d'Ariane pour trouver cette vésicule, c'est un pli de l'amnios connu sous le nom de pli amniotique de Schultze. Rarement il atteint la vésicule. Plus souvent, il se dévie de cette direction et forme avec le grand axe de la vésicule, un angle qui peut atteindre 90°[2].

Sous quel aspect, se présente la vésicule sur le fœtus âgé et sur le délivre?

Späth et Wedl[3] écrivent en 1851 : « Bein Durchschnitt zeigt es (das Nabelbläschen) eine verhältnismässig dichte Wandung welche aus Bindegewebefibrillen besteht. Der Inhalt ist allenthalben eine sehr feinkornige Masse, welche sich zu grösseren und kleineren undurchsichtigen Klumpen gruppiert und unter Einwirkung von Säuren keine Veränderungen eingeht. »

B. S. Schultze[4] n'a jamais vu, sur l'arrière-faix, la vésicule présenter

1. 1882. A. Kölliker, *Embryologie ou Traité complet du développement de l'homme et des animaux supérieurs*, trad. franç., p. 338.

2. On trouvera dans le mémoire de Lönnberg une série de renseignements bibliographiques et de documents originaux sur le pli amniotique dont l'intérêt n'est pour nous que secondaire.

3. 1851. Späth und Wedl, Zur Lehre über die Anomalien der peripheren Eiteile, *Zeitschrift der k. k. Gesellschaft der Aertze*, in Wien, Bd. II, S. 806.

4. Que je cite d'après Lönnberg.

une cavité revêtue d'épithélium. La paroi vésiculaire est formée d'un réseau conjonctif chargé de graisse et de carbonates; ces produits, d'ailleurs, ne sont jamais libres; ils sont inclus dans le tissu conjonctif « Nur wenn die Ablagerungen massenhaft sind, scheint des ursprungliche Gewebe vollständig verdrängt zu werden ». Pour Schultze, les produits dont il vient d'être fait mention ne sont pas les résidus du contenu originel de la vésicule; ils représentent « en grande partie du moins, le résultat d'une transformation de la paroi vésiculaire qui porte sur les cellules conjonctives ». Ces cellules d'abord périphériques finissent par occuper aussi le centre de l'organe.

Ruge[1] à propos d'un fœtus du 4e mois écrit : « Die Wand besteht aus zartem, streifigem, kernreichem Bindegewebe. In ihr sind zahlreiche, dünnwandige, oft cavernös erscheinende von den Dottergefässen herruhrende Capillaren. Das Bläschen zeigt innen ein Epithel, welches dem platten, an anderen Stellen dem kurz cylindrischen zuzurechnen ist. » Cette notion, tout incomplète qu'elle soit, est à relever, puisque Ruge est le premier auteur qui, à notre connaissance, fasse mention du polymorphisme de l'endoderme vitellin.

Ahlfeld[2] a décrit et représenté le revêtement endodermique qui, dans certains cas, revêt la cavité vésiculaire.

Stutz[3] écrit : « Das Nabelbläschen (vesicula umbilicatls) ist am Ende des Fötallebens fast in allen Fällen noch vorhanden. » Il l'a reconnue avec certitude 8 fois sur 12 placentas examinés à ce point de vue. Dans un cas, il a observé un canal omphalo-entérique long de 12 cm. dont la lumière était obstruée par des cellules desquamées et par des produits de dégénérescence graisseuse. La vésicule au terme de la grossesse est remplie d'une masse constituée par de la graisse et des sels calcaires; il n'y a plus trace alors de l'endoderme vitellin.

C'est à Lönnberg (1901)[4] que nous devons les renseignements les plus nombreux sur la vésicule ombilicale, telle qu'on l'observe sur l'arrière-faix.

Après un historique très documenté[5], où il cite souvent les passages les plus typiques des auteurs qu'il passe en revue, Lönnberg esquisse

1. 1876. Ruge, Untersuchungen über den Dottergang und über die Capillaren im Nabelstrang, *Zeitschrift f. Geb. u. Gyn.*, Bd. I, S. 253.
2. 1877. Ahlfeld, Beiträge zur Lehre von den Zwillingen, V. Das Verhalten der Nabelbläschen bei einigen Zwillingen, *Arch. f. Gyn.*, Bd. II, S. 160.
3. 1878. Stutz (G.), Der Nabelstrang und dessen Absterbenprocess, *Arch. f. Gynäkol.*, Bd. t. XIII, S. 318.
4. 1901. J. Lönnberg, *Studien über das Nabelbläschen an der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes*, Stockholm. Cet ouvrage contient une bibliographie abondante.
5. Nous ne pouvons faire mieux que de renvoyer le lecteur à cet historique; que nous ne voulons ni transcrire, ni résumer.

rapidement le développement de la vésicule, à l'aide des traités de Hertwig, Minot, Schäffer, O. Schultze, Kollmann et des mémoires de Peters, His, Spee, Keibel, Eternod et Tourneux. Puis, il examine la vésicule ombilicale des vertébrés, avant d'en arriver à la vésicule du fœtus humain au terme de la grossesse.

Lönnberg a fourni sur le siège de la vésicule une statistique qui porte sur 200 placentas à terme. De cette statistique, il résulte que 31 fois la vésicule se trouve sur le placenta, 9 fois contre le bord même de cet organe et 160 fois sur le chorion lœve où elle peut même occuper le pôle de l'œuf opposé à celui où s'est développé le placenta.

D'autre part, sur une statistique portant sur 179 cas, Lönnberg constate que la vésicule est 13 fois à 5 cm., 40 fois de 5 à 10 cm., 78 fois de 10 à 15 cm., 34 fois de 15 à 20 cm., 14 fois à 20 cm. ou plus de l'insertion du cordon ombilical sur le disque placentaire.

La vésicule est sujette à de grandes variations de taille et de forme.

Le plus souvent elle est ovale (62 cas), arrondie (24 cas), piriforme ou triangulaire (21 fois), fusiforme ou allongée (13 cas), irrégulière (7 cas).

De couleur variable, le plus souvent blanche ou jaunâtre, le sac vitellin, aplati entre le chorion et l'amnios, offre l'aspect d'une vésicule ou d'un corpuscule solide.

Sa taille oscille de 1 à 7 mm., mais Lönnberg a trouvé des vésicules qui n'ont que 2 mm. tandis que d'autres ont 12 mm. × 6,5. Et je rappelle que Meyer, sur une grossesse à terme, a observé une vésicule de 15 mm. × 10 mm.

Sur une coupe la vésicule présente un aspect variable.

A. Tantôt elle a gardé sa forme originelle et sa cavité centrale. C'est là la « Cystöses Nabelbaschen » de Lönnberg.

B. Tantôt elle est formée d'un corpuscule solide. On y trouve un nodule central et une enveloppe corticale.

Le nodule central est aisé à distinguer. Il est ovale (110 cas), rond (42 cas), triangulaire (8 cas), fusiforme (7 cas), réniforme (6 cas), bâtonnoïde (1 cas), irrégulier (5 cas), ou fragmenté; il est souvent calcifié, et tirerait son origine de l'endoderme vitellin, au dire de Lönnberg.

L'écorce, d'épaisseur très variable, ne se voit parfois que sur les coupes; elle est d'origine mésodermique.

Sur les 200 vésicules qui constituaient son matériel d'étude, Lönnberg en a prélevé 38 pour l'examen histologique. Elles ont été fixées dans le Müller, le Müller-formol ou la liqueur de Flemming. Incluses soit dans la celloïdine, soit dans la paraffine, elles ont été colorées tantôt dans l'hématoxyline, suivie d'éosine ou de Van Gieson, tantôt dans la safranine.

A. Dans un premier groupe de faits, la vésicule a gardé sa cavité;

c'est un kyste, intérieurement revêtu d'épithélium, dont la lumière est plus ou moins obstruée par des grains calcaires ou des débris épithéliaux (cas n° 20, fig. 25; cas n° 121, fig. 29).

L'épithélium de revêtement affecte les aspects les plus variables.

Dans l'observation 20, il compte, 1, 2, 3 assises cellulaires, selon les points considérés; dans l'observation 151, les cellules profondes sont petites, vivement colorées et semblent fusionnées les unes avec les autres en une mince lamelle; les cellules superficielles sont claires, volumineuses, losangiques et nettement individualisées (fig. 28). D'autres fois (cas 121, fig. 29), les cellules endodermiques superposées ont un aspect identique.

D'autres fois encore, l'endoderme vitellin est réduit à une assise de cellules aplaties (cas 139, fig. 31) qui, dans une autre observation (cas 20, fig. 27) sont recouvertes d'éléments dégénérés.

Notons encore que sur une même vésicule, l'endoderme vitellin peut présenter un polymorphisme des plus nets. Aplati, là où il est disposé sur une ou deux couches, on peut le voir prendre la forme polyédrique, tantôt au niveau de ses assises superficielles, tantôt au niveau de ses assises profondes qui, en un point (fig. 25), forment un bourgeon qui pénètre dans le tissu conjonctif sous-jacent.

B. Dans un second groupe de faits, la cavité vésiculaire fait défaut. A sa place on trouve une masse finement grenue que Lönnberg croit d'origine endodermique (cas 199, fig. 15) ou un nodule conjonctif (cas 77, fig. 12) moins vivement coloré que la capsule fibreuse qui l'entoure. Parfois ce nodule est porteur de vaisseaux oblitérés (cas 13, fig. 17).

Dans d'autres cas, la partie interne de la capsule fibreuse est calcifiée et simule un anneau incomplet (cas 157, fig. 14). Enfin on peut voir le sac vitellin réduit à une écorce fibreuse d'épaisseur inégale. Le centre de l'organe est occupé par un nodule calcifié qui, parfois, paraît s'émietter à ses deux extrémités (cas 200, fig. 13 et cas 66, fig. 16).

Lönnberg décrit donc à la vésicule un nodule central et une enveloppe corticale.

Le nodule central, parfois très développé, est pour lui d'origine endodermique de forme variable, de couleur également variable[1]; il est essentiellement formé de graisse et de grains calcaires que l'auteur a pu caractériser chimiquement.

L'enveloppe corticale, parfois invisible sans le secours du microscope, est formée d'un tissu fibreux avasculaire, dépourvu de fibres élastiques. Ses fibres onduleuses, le plus souvent parallèles à la surface de

1. Blanc, jaune, verdâtre, etc. Cette couleur est d'ailleurs sans rapport avec celle de l'arrière-faix.

l'organe[1] sont tassées les unes contre les autres. En certains cas, la surface externe de la capsule est pourvue de festons irréguliers. Dans une observation de Lönnberg, la capsule, disposée autour d'une sphère calcifiée, est d'épaisseur irrégulière, de structure assez lâche et elle est semée d'une vingtaine de vaisseaux (cas 134, fig. 36). J'ajoute, qu'au dire de Lönnberg, il existerait dans la paroi vésiculaire des cellules migratrices que je n'ai jamais vues.

En somme les observations de Schultze et de Lönnberg sont comparables, mais celles de ce dernier auteur sont beaucoup plus nombreuses. Les deux auteurs, pourtant, diffèrent sur un point important : je veux parler de l'origine des sels calcaires.

J'ajouterai que Lönnberg a encore étudié la vésicule ombilicale dans une série de conditions particulières (fausses couches, grossesses doubles, monstres).

Le travail de Lönnberg est de beaucoup le plus documenté que nous possédions sur la vésicule au terme de la grossesse; sur deux points, pourtant, il prête à la critique.

Tout d'abord, l'auteur semble considérer les vésicules creuses et les vésicules pleines comme profondément différentes. J'interprète différemment ces deux aspects du sac vitellin, en raison de l'examen que j'ai fait de vésicules aux diverses étapes du développement. La vésicule encore munie d'une cavité au terme de la grossesse serait une vésicule qui n'a pas achevé sa régression; la vésicule calcifiée serait, pour moi, une vésicule arrivée au terme de son involution; j'ai insisté précédemment sur les variations que présente la régression de la vésicule; j'ai dit qu'on trouvait parfois des vésicules en pleine involution et sans cavité centrale chez les embryons de deux centimètres. Je ne reviens point sur tous ces faits.

D'autre part, l'origine du magma calcifié qu'on trouve sur les vésicules à terme prête à discussion.

B. S. Schultze admet, dit Lönnberg : « dass der Inhalt des Nabelbläschens durch Degeneration der Wandung und zwar der Bindegewebezellen enstanden sei » et Lönnberg ajoute « Dies durfte keine wohlbegründete Theorie sein ».

Lönnberg croit ce magma originaire de l'endoderme dégénéré; dans une de ses figures (observation 121, fig. 18) il représente des cellules épithéliales, éparses dans le tissu conjonctif. Ces cellules sont grenues; voilà pourquoi l'auteur les déclare dégénérées, et elles sont grenues parce qu'elles sont chargées de grains calcaires qui prennent fortement l'hématoxyline (p. 51).

1. Exceptionnellement perpendiculaires à cette surface sur une partie de la vésicule (observ. 199, fig. 15).

En tenant pour exacte cette interprétation que n'impose pas le dessin, exécuté à trop faible grossissement, il ne s'ensuit pas que l'opinion de Schultze soit erronée et doive être écartée, sans plus ample informé.

On comprend mal qu'un magma calcaire volumineux procède seulement d'une membrane épithéliale mince, si mince qu'elle est réduite à une assise cellulaire unique. On ne conçoit pas que ce magma puisse occuper la place de la cavité vésiculaire au lieu d'être disposé, comme l'épithélium, en bordure autour de cette cavité.

J'estime que les opinions de Schultze et de Lönnberg ne semblent pas vraies à l'exclusion l'une de l'autre. Je dis « semblent » car, pour trancher définitivement la question, il faudrait examiner des stades d'involution qui me font défaut.

J'incline donc à penser, provisoirement, que la paroi vésiculaire est le siège, dans sa partie centrale, d'une surcharge calcaire qui intéresse le mésoderme vésiculaire et peut-être aussi l'endoderme vitellin[1].

Quant aux modifications histologiques survenues dans le sac vitellin, au cours de sa régression, elles ont été brièvement indiquées par Meyer.

De la septième à la dixième semaine de la grossesse, l'endoderme vitellin dégénère, aussi bien dans sa partie superficielle qu'au niveau des bourgeons, creux ou pleins, édifiés par cet épithélium. Puis, il disparaît en se desquamant. Les restes cellulaires se retrouvent parmi les débris calcaires, albuminoïdes ou graisseux (Lönnberg) qui, au terme de la grossesse, occupent le centre de la cavité ombilicale quand le sac vitellin est encore vésiculeux, et qui se substituent à cette cavité, quand la vésicule est réduite à l'état d'un disque aplati.

Le mésoderme prolifère et se transforme en un tissu fibreux compact. Chez l'embryon de dix semaines, c'est seulement au pourtour de l'endoderme vitellin que s'est développé ce tissu fibreux. Le tissu fibreux est notablement plus développé chez les fœtus à terme.

Les vaisseaux disparaissent; souvent ils sont « pigmented and without a proper lining ». Le pigment qu'ils contiennent est formé d'hématoïdine; il provient de la dégénérescence des globules sanguins.

Le mésothélium est invariablement aplati, et ses éléments sont individualisés par des noyaux allongés.

1. Il est de règle que l'épithélium disparaisse de la vésicule, arrivée au terme de son évolution, et il est vraisemblable que cet épithélium doit disparaître pour que les deux moitiés de l'organe puissent s'appliquer l'une contre l'autre, entrer en coalescence, et effacer de la sorte la cavité vésiculaire.

En somme, la régression de la vésicule commence assez tôt et s'effectue assez rapidement, puisqu'on trouve des vésicules du troisième et du neuvième mois qui se présentent identiquement sous le même aspect.

Je tiens à faire ici quelques remarques. Si les bourgeons entodermiques disparaissent toujours au cours du développement, l'endoderme superficiel peut persister jusqu'au terme de la grossesse, comme je l'ai constaté.

D'autre part, la prolifération mésodermique qu'invoque Meyer sans la démontrer est bien exacte, comme en témoignent les mitoses qu'on observe encore au début de la période de régression. Je rappelle que j'ai vu, comme Meyer, le tissu fibreux se former, tout d'abord, au contact de l'épithélium vitellin.

Meyer, enfin constate la disparition des vaisseaux, sans indiquer le processus histologique de cette disparition. Son travail, d'ailleurs, comme je l'ai déjà dit, est un mémoire d'anatomie et non d'histologie.

A titre de renseignement, je donne ici un tableau concernant la taille de la vésicule aux divers âges du fœtus et de l'embryon.

Auteurs.	Taille de l'embryon.	Taille de la vésicule.
Peters	0,19	0,19
Spee (v. Herff)	0,37	1,083 × 1
Mall, XI	0,8	1,5 × 1
Debeyre	0,9	0,9 × 0,6
Keibel	1	1
Frassi	1,17	1,9 × 0,9
Spee (Glœvecke)	1,54	1,8 × 1,5
Krœmer-Pfannestiel	1,8	1,1 × 1,4 × 1,5
Hennig	1,8	3,3
Mall, XII	2,1	1,5 × 1 × 1
Allen Thomson	2,1	2,6
His E	2,1	2,3 × 1,6
Eternod	2,1	3 × 2,5 × 1,75
His LG	2,15	1,6 × 1,2
His SR	2,2	1,9 × 1,5
His Sch	2,2	2,1 × 1,7
Allen Thomson	2,5	2,1
Bulle-Kollmann	2,5	3 mm.
Chiarugi	2,6	1,9 × 1,8 × 1,6
His M	2,6	2,6 × 1,7
Spee	2,69	2,5 × 1,5

Janosik	3 m	2,5
His BB	3,2	3 × 2
His, III	4	3 × 2,7
His Lr	4,2	2,8 × 2,3
Mall, LXXVI	4,5	3
Hertwig G, XXXI	4,79	5,8.
Branca V (Couvelaire)	5mm	3
Mall, LXXX	5	4
His D2	5	4
Branca	5	5 × 4
Meyer	5,25	4
Mall, XIX	5,5	2,5 × 2 × 2
Branca VI (Tourneux)	6 mm. 5	3,5 × 1,5
Branca VII (Tourneux)	6 mm. 5	2 × 4
Leyding	6,5	6
Mall, II	7	7 × 4,5 × 4,5
His B	7	4
Backer	7,3	5 × 4
Robin	8	5 × 3 × 5
Tourneux	8 mm	4
Tourneux	8	6
Meyer	8	5
Kollmann	8,5	1,6
Branca VIII (Couvelaire)	8 à 9 mm	6 mm.
Branca IX (de Kervily)	9	4 × 2
Mall, CLXXXVII	9	6 × 4,5 × 4,5
Mall, CLXIII	9	5,2 × 3,7
Jordan	9,2	5,2 × 3,7
Phisalix	10	6,5
Mall, LXXXVIII	10	4
Branca X (Félizet)	11	4 à 5
Branca (Broman)	11 mm	4,5 × 1,2
His Br 1	11	5 × 4,5
His Rg	11,5	5,5 × 4,5
His S 1	12,5	6 × 5
His, XIX x	12,8	5 × 4,5
Branca XII (Lecène)	13 mm	5,4
Jordan	13	6 × 4,5
Mall, CLXXV	13	3,7 × 3
His Br 2	13,6	6 × 4,5
Mall, CLXVII	14,5	5,5 × 5,3
His Dr 1	15	6 × 5,5
His S 2	15	5,5 × 4,5
Mall, V	18 mm	4,7 × 4,5
Kollmann	19	4 × 1,9
Kollmann	20	2,5 × 1,1
Mall, XXII	20	5 × 2,2
Branca XVIII (Couvelaire)	20 mm	1 mm. 2 × 0,38
Branca XVI (Cazeaux)	23 mm	4 mm.
Tourneux	24	5
Mall, CXXXXV	33	4,5 × 4 × 2,5
Branca XIII (Couvelaire)	35 mm	4,9 × 0,75
Branca XIV (Cazeaux)	fœtus à terme.	4 mm.
Mall, CLXXVI	38	4,8 × 3,5 × 3,5
Mall, CLXXXIV	50	5 × 4 × 3,9
Branca XVII	55	3 mm. 6
Mall, CLXXI	60	6,5 × 4,2
Mall, X	110	4,5 × 4

Lönnberg	fœtus à terme.	2 mm.
	—	12 × 6,5
Meyer	—	10 × 15
Branca XIX (Lequeux)	—	3 m. 4 × 0,612
Branca XX (Lequeux)	—	1,905 × 0,605
Branca XXI (Lequeux)	—	1,5 × 0,38
Branca XXII (Potocki)	—	4 mm. 5 × 0,6

CHAPITRE III

Le canal vitellin.

D'après les données déjà anciennes de His et de ses prédécesseurs, la vésicule ombilicale s'abouche largement à l'intestin. Cet abouchement atteint un diamètre d'environ 700 μ sur un embryon de 3 mm. 2[1]; il ne mesure plus que 500, 200, 35 μ sur des embryons de 4 mm. 2[2], 5 mm.[3], et 7 mm.[4].

Sur l'embryon Pr de His de 10 mm., il y a encore continuité entre l'intestin et la vésicule ombilicale; cette communication fait défaut sur l'embryon S[1] de His, long de 12 mm. 5.

Ces données ont été presque entièrement confirmées par les travaux récents entrepris sur l'embryon humain.

La vésicule est d'abord beaucoup plus volumineuse que l'embryon qui paraît couché sur elle, à la façon d'un couvercle. Cette vésicule déborde encore l'extrémité antérieure du corps de 0,58 et l'extrémité postérieure de 0,3 sur l'embryon de Bulle-Kollmann, long de 2 mm. 5.

La vésicule communique largement avec l'intestin sur les jeunes embryons. Sur l'embryon de Krœmer-Pfannestiel, long de 1 mm. 38, cette communication s'étend sur 56 coupes épaisses de 10 μ. Sur un embryon de Robert Meyer (2 mm. 5), sur un autre de Dandy (2 mm. 5) vésicule et intestin s'abouchent largement. Il en est de même sur les embryons de Wolff, de Nystrœm, de Mlle Gage.

Embryon	de Wolff	de 3 mm. 7.	— Communication	480 μ.
—	de Nystrœm	de 3 mm. 4.	— —	320 μ.
—	de Gage	de 4 mm. 3.	— —	260 μ.

Mais rapidement l'abouchement de la vésicule et de l'intestin, au lieu de se faire sur une large surface, s'effectue à l'aide d'un segment rétréci,

1. Embryon BB de His. L'intestin mesuré juste au-dessus du foie a 75 μ.
2. Embryon Lr de His. L'intestin a un diamètre de 100 μ.
3. Embryon R de His. L'intestin est encore moins large que le pédicule vitellin.
4. Embryon B de His. L'intestin a sensiblement le même calibre que le canal vitellin.

le canal vitellin. Ce canal existe déjà sur les embryons de Broman[1] (3 mm.) et de Gage (4 mm. 3). Il a à peu près le diamètre de l'intestin et fait encore communiquer les cavités intestinale et ombilicale sur l'embryon 318 de R. Meyer (5 mm.). Il s'insère au sommet du coude de l'intestin. Sa portion abdominale mesure 0,04 et sa portion extra-embryonnaire atteint 0,10 sur l'embryon de Westberg (5 mm. 5).

Ce canal vitellin va s'oblitérer, mais son oblitération ne paraît pas s'effectuer toujours de la même façon.

Sur les embryons de Walter (6 mm. 75), de Keibel, 6 à 6 mm. 5 (après fixation), de Leyding[2] (6 mm. 5) de Herzfeld-Rosenfeld (6 mm. 5), de Walter (7 mm. 2), de Tandler (9 mm.), de Schrörs (8,75), le tractus vitellin est en partie solide, en partie perméable[3].

Mais où commence à s'oblitérer le canal vitellin? Certains auteurs ne le disent point; d'autres notent que sa lumière persiste au niveau de son origine et disparaît au niveau de sa terminaison; mais il faudrait préciser ce qu'on entend par origine et par terminaison du canal vitellin. L'origine est-elle représentée par la zone au niveau de laquelle le canal s'implante sur l'intestin ou par la région qui fait suite à la dilatation connue sous le nom de vésicule ombilicale?

Il semble que, parfois, le tractus vitellin reste quelque temps perméable dans la région en continuité avec l'intestin comme le constatent Keibel (embryon de 6 mm. à 6 mm. 5), Herzfeld-Rosenfeld (embryon de 6 mm. 5). Sur un embryon de Segelberg de 10 mm. 3, le conduit vitellin n'a plus de lumière, à 1 mm. de l'anse intestinale. Sur un embryon de 12 mm. 4 de l'institut de Marbourg, le canal vitellin s'unit à l'intestin par un cordon mince et solide, élargi en vésicule à son autre extrémité.

D'autres fois, c'est du côté de la vésicule que le tractus vitellin reste perméable. Hammar, à propos de l'embryon de K. A. Walter, long de 7 mm. 2, écrit que la couche mésodermique du canal vitellin est mince tout contre l'intestin et que les restes épithéliaux de ce canal apparaissent seulement à 0 mm. 18 de l'intestin. Sur l'embryon de Schrörs (8 mm. 75) le canal vitellin possède un cordon épithélial qui s'épaissit en s'éloignant de l'intestin; plus loin ce cordon épithélial, dépourvu de lumière, présentera une cavité centrale assez volumineuse.

Sur l'embryon de Friberg (14 mm.) le mésenchyme du canal vitellin se fusionne avec celui de l'intestin, un peu à gauche du coude de l'anse intestinale; l'épithélium vitellin ne se continue plus avec l'épithélium

1. 1911. Broman (I.), *Normale u-abnorme Entwicklung des Menschen*, (fig. 209, p. 339).

2. Le pédicule vitellin était long de 4 mm., la vésicule atteignait 6 mm.

3. J'emprunte ces documents aux Normentafeln de Keibel.

intestinal; il commence par un cul-de-sac, à 0 mm. 8 en avant de l'anse intestinale.

Pour ma part, toutes les fois que j'ai eu l'occasion d'examiner le canal vitellin (et je n'ai étudié que la portion extra-abdominale du canal vitellin), je l'ai trouvé perméable tantôt sur tout ce segment, tantôt dans la seule région qui confinait à la vésicule abdominale.

Le premier cas s'est trouvé réalisé sur un embryon de 11 mm. que je dois à la très grande obligeance du professeur Broman, le second sur un embryon de 8 à 9 mm.

Il importe enfin de noter que, dans les conditions du développement normal, la vésicule ombilicale, qui présente avec l'intestin de si étroites connexions, finit par perdre très tôt ces rapports originels.

Sur une série d'embryons de 6 mm. 8 (Keibel, embryon 501), de 9 mm. (Zuckerkandl embryon DL), l'implantation du canal vitellin était bien visible, et on notait même à l'origine du canal vitellin une dilatation sur un embryon de 11 mm. (embryon Pi de la collection d'Hochstetter). En revanche, sur un autre embryon de 9 mm. 5 (embryon Ma d'Hochstetter), il était impossible de retrouver la continuité du canal vitellin et de l'intestin.

A. Mais jusqu'à quelle époque persiste ce canal vitellin que Coste reconnaissait encore chez l'embryon humain de trente-cinq jours?

A cette question des réponses diverses ont été faites.

Ahlfeld[1] pensait qu'on retrouve les restes de ce canal sur le cordon des fœtus à terme, à côté des vaisseaux omphalo-mésentériques. Mais cette conclusion ne doit être admise que sous réserves, puisque Ahlfeld a déclaré plus tard, dans un autre travail, qu'il avait confondu le canal vitellin avec le canal allantoïdien[2].

L. Kleinwachter (1876) a retrouvé le canal vitellin au voisinage de la vésicule, sur le fœtus à terme. Il a dessiné les varicosités et les kystes que présente parfois ce canal, toutes formations que tapisse un épithélium pavimenteux. Il confirme la présence de graisse et de sels calcaires dans l'organe qui nous occupe. Il note, enfin, que le canal vitellin persiste beaucoup plus longtemps que les vaisseaux omphalo-mésentériques, en raison même de la solidité de ses parois.

1. 1875. Ahlfeld, Ueber Persistenz des Dotterganges in der Nabelschnur, *Arch. f. Gynäk.*, Bd. IX, H., p. 2.

2. 1876. Ahlfeld. Die Allantois des Menschen und ihr Verhältniss zur Nabelschnur, *Arch. f. Gynäk*, Bd. X, H., p. 1.

3. 1876. Kleinwachter, Ein Beitrag zur Anatomie des Ductus omphalo-mesentericus, *Archiv. für Gynäkologie*, t. X, p. 238-247.

Ruge[1] a examiné une série de fœtus (trois mois, quatre mois, six mois et demi). A côté des capillaires sanguins, il a vu, dans le cordon, des résidus du canal vitellin, creux ou pleins, revêtus dans le premier cas, remplis dans le second par des cellules épithéliales. Sur son fœtus du septième mois, il a noté que le canal vitellin présentait des kystes gros comme une tête d'épingle, et ces kystes étaient remplis de cellules épithéliales et de détritus graisseux et calcaires.

Stutz[2] fait mention dans le cordon ombilical du fœtus à terme de restes du canal vitellin, de l'allantoïde, et même des vaisseaux omphalo-mésaraïques constatés déjà par Ahlfeld, revus par Hartmann[3] (3 fois sur 800 cas), Hecker[4] (2 fois), Ruge (7 fois) et Kleinwachter (1 fois) (1876).

Kœlliker[5] n'hésite pas à déclarer qu'on ignore encore si le canal vitellin persiste dans le cordon du fœtus à terme. Il ajoute pourtant : « Il pourrait bien se rencontrer encore à l'extrémité placentaire du cordon, puisque la vésicule ombilicale persiste jusqu'à la fin de la grossesse »; et il a observé, sur un cordon, un vaisseau de 19 μ qu'il croit être un résidu des vaisseaux omphalo-mésentériques.

Bovero[6] sur un fœtus à terme a retrouvé une vésicule ombilicale, une circulation omphalo-mésentérique et un tractus qui paraît être le canal vitellin. Sur les coupes que Bovero représente, le tractus est tantôt plein, tantôt muni d'une cavité. Le travail de Bovero est riche en indications bibliographiques ; il ne donne malheureusement aucun détail sur la structure du canal vitellin et sur celle des vaisseaux omphalo-mésentériques.

Neurath[7] a observé, sur un enfant de treize jours, un cas de persistance du tractus omphalo-mésentérique. Le tractus, encore canalisé, s'accompagnait d'un prolapsus dont il donne une intéressante figure[8].

1. 1877. Ruge (C.), Untersuchungen über den Dottergang und über Capillaren im Nabelstrang, *Zeitschrift f. Geburtshülfe und Gynäkologie*, t. I, p. 258.
2. 1878. Stutz (G.), Der Nabelstrang und dessen Absterbenprocess, *Arch. f. Gynäkologie*, t. XIII, p. 315.
3. 1870. Harthmann (G.), Nachtrag über persistirende Vasa Omphalomesaraica, *Arch. f. Gynäk.*, Bd. I, p. 163. (Dans cette courte note, Harthmann cite quelques observations d'autres auteurs.)
4. 1861. Hecker u. Buhl, *Klinik der Geburtskunde*, Bd. I, s. 53 et Bd. II, S. 16.
5. 1882. A. Kœlliker, *Embryologie*, p. 360.
6. 1895. Bovero (A.), Persistenza della vescicola ombellicale e della circolazione onfalo-mesenterica nel feto umano a termine, *Journ. intern. d'anat. et de phys.*, t. XII, p. 191-216.
7. 1896. R. Neurath, Zur Casuistik der persistirendes Ductus omphalo-mesaraïcus, *Wiener klinische Wochenschrift*, t. IX, p, 1158.
8. On trouvera dans ce travail trente-deux indications bibliographiques de travaux, allemands pour la plupart (29).

Je me borne à citer pour mémoire la thèse de W. Thomass[1] qui n'apporte aucun document important ou nouveau à la question qui nous occupe.

Lönnberg[2] a examiné le canal vitellin au niveau et en dehors du cordon; il a vu qu'il peut persister jusqu'au terme de la grossesse et qu'il peut présenter une série de dilatations kystiques; il a noté aussi que les vaisseaux omphalo-mésentériques, peuvent exceptionnellement être retrouvés jusqu'à la naissance, et il donne la bibliographie complète de cette anomalie.

En résumé, *le cordon ombilicale englobe pendant une partie, et parfois pendant toute la durée de son évolution, un canal qui n'est autre que le canal vitellin.*

B. Il en englobe un autre : *le canal allantoïdien.* Ce canal entrevu par Henle (1858), fut pris, d'abord, par Ahlfeld pour le canal vitellin.

Sabine[3] déclare que les restes épithéliaux disséminés dans le cordon se rapportent au canal allantoïdien. La preuve en est facile à faire : dans certains cas, on peut les remplir avec une masse à injection poussée dans la vessie.

Depuis Sabine, une série d'auteurs se sont occupés des résidus allantoïdiens qu'on trouve dans le cordon : je cite en particulier Ahlfeld[4] et Kœlliker[5].

Taussig[6] décrit à ces résidus un revêtement tantôt simple et tantôt d'apparence stratifiée; par places, le canal allantoïdien est accolé à de petits rameaux émanés des vaisseaux ombilicaux. D'autre part, Taussig a noté que le canal allantoïdien pouvait, chez les embryons jeunes, présenter des dilatations kystiques (4 à 500 μ) que réunit un cordon épithélial plein. C'était le cas sur un embryon de 12 mm. étudié par l'auteur.

1. 1900. W. Thomass, *Ueber die Histologie der menschlichen Nabelschnur mit besonderer Berücksichtigung der Allantois und des Dotterganges*, thèse Berlin.
2. 1901. J. Lönnberg, *loc. cit.*
3. 1876. G.-H. Sabine, Notiz über den Bau der menschlichen Nabelschnur, *Arch. f. Gynäk.*, t. IX, p. 311.
4. 1876. Ahlfeld, Die Allantois des Menschen und ihr Verhältnis zur Nabelschnur, *Arch. für Gynäk.*, Bd. X, H. 1.
5. 1882. Kölliker, *loc. cit.*
6. 1902. Fred Taussig, Ueber einen cystisch und syncytial veränderten Allantoisgang in einem einmonatlichen Abortive-Ei, *Anatomischer Anzeiger*, t. XXII, p. 86.

Löwy[1] (1895) a étudié l'allantoïde humain sur des embryons de 7, 8, 9, 14, 21, 60 mm. Il confirme la présence des dilatations (750 à 800 μ) signalées par Taussig, sur un embryon de 9 mm.; chez cet embryon, l'allantoïde commence à s'oblitérer au niveau de l'insertion placentaire du cordon ombilical.

Chez d'autres sujets, l'oblitération se produit de façon irrégulière. La régression de l'organe est complète, par endroits, sur l'embryon de 14 mm.; là où il persiste, l'allantoïde est formé d'un cordon épithélial plein ou d'un canal revêtu d'un épithélium cubique ou lamelleux.

Au stade de 21 mm., l'allantoïde a disparu du cordon, sur les deux tiers de l'étendue de cet organe.

Au stade de 60 mm. les résidus allantoïdiens sont des bourgeons épithéliaux, dépourvus de cavité centrale.

En résumé, affirment les auteurs qui se sont occupés de l'allantoïde, des résidus de cet organe persistent dans le cordon, on nous les a souvent décrits comme des restes de canal vitellin.

C. *On sait aujourd'hui que le cordon ombilical peut contenir à la fois des restes du canal vitellin et du canal allantoïdien.*

Waldeyer l'affirmait déjà en 1876[2] et cette opinion est aujourd'hui classique.

V. Hüttenbrenner[3], croit même que les restes de l'allantoïde et du canal omphalo-mésentérique sont d'une distinction aisée. Le canal omphalo-mésentérique est revêtu d'un rang de cellules polyédriques, très hautes et très étroites, individualisées par un noyau allongé. L'allantoïde est tapissé d'un épithélium stratifié; l'assise ou les deux assises profondes sont formées de petites cellules arrondies ou polyédriques; l'assise superficielle a de volumineux éléments, mais toutes les cellules allantoïdiennes sont pourvues d'un noyau sphérique.

Mlle E. Titroff[4] vient d'étudier les restes embryonnaires inclus dans

1. 1905. Löwy, Die Rückbildung der Allantois beim Menschen, *Arch. f. Anat. und Entwick*, p. 159.
2. 1876. Waldeyer, Nachschrift zu vorstehender Mitteilung, *Arch. f. Gynäk.*, t. IX, p. 312.
3. 1896. A. v. Hüttenbrenner, Ueber den Bau der Nabelschnur von jüngeren Embryonen, *Wiener klinische Wochenschrift*, t. IX, p. 1156,
4. 1912. Titroff (Mlle E.), *Contribution à l'étude des restes embryonnaires dans le cordon ombilical de l'homme*, thèse Lausanne.

le cordon ombilical de l'homme. Les données qu'elle apporte sur le canal vitellin sont les suivantes :

Sur un embryon de 10 mm. 5, le cordon vitellin est entouré par le cœlome; le canal vitellin s'abouche dans l'intestin, et, à ce niveau, sa lumière, très petite, s'élargit notablement. Ce canal, de forme variable selon les points considérés, est revêtu d'une ou deux assises de cellules prismatiques, d'aspect granuleux ou alvéolaire. Les vaisseaux vitellins se continuent avec les vaisseaux mésentériques.

Sur un autre embryon de 23 mm. 5. « le cordon vitellin est situé dans le prolongement du cœlome extra-embryonnaire »; les vaisseaux de ce cordon sont perméables; le canal vitellin est reconnaissable, par places seulement, sous l'aspect d'un cordon épithélial constitué par des éléments qui sont, parfois, de forme pyramidale.

A la fin du troisième mois (embryon de 6 à 7 cm.), le pédicule vitellin est situé dans le cordon. Il est entouré d'une fente cœlomique. Il est formé par les vaisseaux vitellins en voie d'atrophie, et, au voisinage de l'ombilic, le canal vitellin se reconnaît sur certaines coupes. Ses vestiges sont en voie de régression.

Chez les fœtus du quatrième au cinquième mois, on trouve encore, au voisinage de l'ombilic, des résidus embryonnaires qui peuvent être rattachés les uns aux vaisseaux vitellins, les autres au canal vitellin (p. 28).

Il en est de même sur un fœtus de 16 cm. Les restes du canal vitellin « se présentent comme des nids cellulaires échelonnés, de distance en distance, dans l'épaisseur du cordon ombilical... A l'intérieur de ces nids, on observe des espaces vides qui pourraient être dus à l'atrophie ou à la rétraction des cellules. » On constate aussi des vaisseaux qui semblent devoir être rattachés aux vaisseaux vitellins. « Ces vaisseaux sont petits, mais peuvent encore renfermer des globules sanguins. Ils s'interrompent dans certaines coupes pour réapparaître dans d'autres. » (p. 30).

Plus tard (fœtus de 40 cm.), « le canal vitellin ainsi que les vaisseaux vitellins n'ont pas été reconnus », mais cette conclusion de Mlle Titroff ne saurait être acceptée sans réserves, puisque « le cordon ombilical n'a pas été examiné sur toute sa longueur ».

Dans un article très documenté, Rogie[1], s'est occupé de la régression du canal vitellin.

Il rappelle que l'intestin, d'abord rectiligne, ne tarde pas à s'infléchir.

1. 1892. Rogie, Anomalies de régression du canal vitellin, diverticule de Meckel, *Journal des Sciences médicales de Lille,* nº 43, p. 385 ,et nº 44, p. 409.

Au sommet de cette première courbure s'implante le canal vitellin; un peu au-dessous d'elle, se développe un renflement qui devient l'origine du cæcum et de l'appendice. Au début du deuxième mois, l'intestin fait hernie dans la base du cordon ombilical, mais cette hernie physiologique n'est pas durable. Au troisième mois, tout l'intestin est rentré dans l'abdomen; une saillie (tubérosité iléale) y marque le point d'implantation du canal vitellin.

L'atrophie de ce canal est déterminée par la cessation de ses fonctions; elle est variable d'un sujet à l'autre; aussi Rogie distingue-t-il, dans la régression du canal vitellin, des anomalies par excès et par défaut, et il examine également les accidents imputables à la persistance de ce canal.

Les anomalies par excès de régression s'accompagnent d'un rétrécissement plus ou moins marqué de l'intestin (Hudson, 1888). Ce rétrécissement est tel, parfois, qu'il peut cloisonner l'intestin (Davies Colley, Thudicum, 1877) ou même déterminer une solution de continuité de cet organe (Bland Sutton, 1889).

Les anomalies par défaut de régression ne sont pas moins curieuses. Dans certains cas, le canal vitellin persiste dans l'abdomen et à la base du cordon ombilical. Dans d'autres, le canal omphalo-mésentérique disparaît dans toute son étendue, sauf au niveau de l'anneau ombilical où il peut devenir l'origine de formations kystiques. Quand le canal ne régresse pas dans son segment abdominal, il ne persiste point forcément tout entier, le segment qui la représente est en continuité tantôt avec la paroi abdominale, tantôt avec l'intestin. Dans ce dernier cas, on a affaire à un diverticule de Meckel.

Le diverticule de Meckel est d'observation, d'ailleurs, assez rare[1]. Il siège à une distance du cæcum assez variable (0 mm. 27 à 3 mm.). Oblique en haut et en avant, il se détache le plus souvent du bord libre de l'iléon et se montre d'ordinaire dépourvu de mésentère. Long de 2 à 25 cm., droit, courbe ou tordu sur lui-même, il se présente comme un cordon cylindrique ou conique. En ce cas, sa base d'implantation est renflée; son extrémité libre est arrondie, parfois étalée ou même ramifiée (Hyrtl, 1860). Enfin la structure de ce diverticule est identique à celle de l'intestin[2].

1. Augier (*thèse* Paris, 1888) l'observe 6 fois sur 200 sujets; Bottard le note 1 fois sur 100; l'enquête du *Journal of Anatomy and physiol.* (1891, t. XXVI), nous apprend qu'on l'a trouvé 16 fois sur les 769 cas où on l'a cherché systématiquement; Kelynack, *Journ. of Anat. and physiology* (1892, t. XXVII), l'a vu 4 fois sur 213 sujets.

2. Qu'il me suffise d'avoir brièvement rappelé tous ces faits qui n'ont, d'ailleurs, qu'un intérêt secondaire pour la question qui nous occupe et de renvoyer au travail de Bienvenue (Diverticules et occlusion intestinale diverticulaire, *thèse* Paris, 1911-1912, n° 393).

TROISIÈME PARTIE

Le rôle et la signification de la vésicule ombilicale.

Dans mon travail de 1908, je montrais combien il est difficile de préciser la signification de la vésicule ombilicale; j'insistais sur ce fait que cette signification devait être établie sur l'expérimentation physiologique et sur l'examen anatomique d'un matériel abondant. Malheureusement l'expérimentation physiologique n'est guère praticable et le matériel dont nous disposons est relativement rare, le plus souvent en mauvais état de conservation, et, partant, inutilisable.

Pour nous éclairer, nous n'avons qu'une ressource : comparer la structure de la vésicule à une série d'organes bien connus, et conclure, faute de mieux, de la forme à la fonction.

Après ce préambule, j'examinais les opinions formulées sur la vésicule ombilicale; pour chacune d'elles, je faisais valoir et les arguments qui militent en sa faveur et les objections qu'on pouvait lui adresser. Et j'apportais une conclusion qui, me semble-t-il, est éclectique puisque je disais : « Les opinions émises sur la signification de la vésicule ombilicale ne me semblent pas vraies, à l'exclusion l'une de l'autre. »

Cette conclusion générale, Jordan la passe sous silence pour me faire dire que « la vésicule est une membrane de résorption comme l'intestin », formule qui ne rend pas ma pensée, puisqu'elle la rend d'une façon très incomplète, en la tronquant. C'est là une façon d'écrire l'histoire qui mérite correction. Et si Jordan veut bien reconnaître que j'ai publié « une soigneuse étude histologique » de la vésicule ombilicale, je suis au regret de ne pouvoir lui retourner le compliment.

Pour mettre un peu d'ordre dans cette discussion, et préciser une série de faits et d'idées, que me prête, bien à tort, l'auteur américain, j'examinerai, de nouveau, les diverses opinions émises sur la signification de la vésicule ombilicale.

1. — Pour déclarer, avec Spee, que la vésicule a la valeur d'un

foie véritable, on a tablé sur des similitudes de développement, de structure et de fonction.

Jordan n'hésite pas à déclarer que « les premiers stades de développement du foie sont très semblables à ceux réalisés dans la vésicule ombilicale d'un embryon de 2 à 10 mm. ».

Il admet que partout où l'endoderme ombilical est stratifié, « l'apparence est très semblable à celle que présente le foie des amphibiens et des reptiles, à la taille des cellules près ».

Mais il ne peut donner aucune preuve de l'identité physiologique de la vésicule et du foie, et il remarque, avec juste raison, que la vésicule ne saurait jouer le rôle d'un foie puisque le foie est déjà très développé chez les embryons porteurs d'une vésicule de quelque étendue; il ajoute que le glycogène, mis en évidence dans l'endoderme vitellin est un produit par trop banal, chez l'embryon, pour caractériser la cellule hépatique, et on en peut dire autant de la graisse, trouvée par une série d'auteurs (Spee, etc.).

J'ai voulu voir jusqu'à quels points les opinions de Jordan étaient exactes. Je possédais de jeunes embryons bien fixés; trois de ceux-là m'avaient fourni des vésicules ombilicales. Je les ai examinés. Loin de trouver des cordons de cellules hépatiques *isolés* dans le septum transversum, au milieu du mésenchyme, j'ai toujours vu les tractus hépatiques *anastomosés en un réseau* dont les branches sont séparées les uns des autres par de gros capillaires seulement. C'est uniquement à sa surface même que le foie entre en rapport avec le tissu conjonctif. Une telle constatation contredit formellement l'affirmation de Jordan.

J'ai donné autrefois les raisons qui m'empêchaient de conclure à la similitude de structure du foie et du sac vitellin. Elles n'ont pas satisfait Jordan qui compare maintenant l'endoderme vitellin au foie des Amphibiens et des Reptiles. J'avais des coupes de foie d'Amphibiens (axolotl, grenouille, crapaud) et de Reptiles (orvet, couleuvre). J'avoue que, pour un observateur un tant soit peu exercé, les différences sautent aux yeux... Je crois inutile d'insister.

La présence de cellules géantes dans la vésicule et le foie n'est pas de nature à autoriser l'homologation des deux organes qui nous occupent. Les cellules géantes qu'on trouve dans la vésicule

de l'embryon *humain* sont des cellules endodermiques; les cellules géantes qu'on observe dans le foie de l'embryon humain ne sont pas des éléments épithéliaux.

II. — Si Balfour refuse au sac vitellin tout rôle nutritif, il n'en est pas de même d'Hubrecht, de Minot, de Robinson.

Balfour[1] écrivait en 1881 : « The most fundamental change which has taken place in all the existing placentalia is the exclusion of the umbilical vesicle from any important function in the nutrition of the fœtus. »

Hubrecht[2], tout au contraire, a beaucoup insisté sur le rôle très important que joue, dans la nutrition, le sac vitellin, durant les premiers stades de développement des insectivores.

S. Minot[3] rappelle qu'en 1837, von Baër avait vu que le contenu de la vésicule est parfois aussi dense et aussi jaune que le vitellus jaune des oiseaux, et il ajoute : « It thus appears that during the first month, the yolk-sac does contain more or less true yolk, an idea which is confirmed by Rauber's observations on the rabbit's ovum. It seems indeed probable that the rudimentary yolk-sac of man performs for a short period the function of a food reservoir for the embryo, amnion and the chorion. »

Dans un article précédemment publié, Minot[4] admettait déjà que le sac vitellin des mammifères supérieurs est un « rudimentary organ », mais j'estime que la vésicule ne joue le rôle d'organe représentatif qu'après avoir assumé, pendant quelque temps, sa fonction nutritive.

D'autre part, Robinson[5] considère le sac vitellin comme un organe de première importance, puisqu'il représente, pendant une certaine période du développement, le seul organe nutritif que possède l'embryon. Il écrit donc (p. 322) : « The hypoblast is not merely a framework which carries the splanchnic mesoblast on its expan-

1. 1881. Balfour F. M., *A treatise of comparative embryology*, t. II, p. 216.
2. 1889. Hubrecht, The placentation of Erinaceus Europoeus, with remarks on the phylogeny of the Placenta, *Quat. J. of Micr. Science*, new série, t. XXX, part. III, p. 283-404.
3. 1897. S. Minot, *Human Embryology*, p. 350.
4. 1889. Minot, Yolk-Sac, *Reference Handbook of medical sciences*, t. VIII, p. 73.
5. 1892. Robinson (A.), The nutritive importance of the Yolk-Sac, *J. of anat. and phys.*, 1892, t. XXVI, p. 308-323.

ding surface and brings it into the contact with the trophoblast; on the contrary, it is an active agent of considerable nutritive importance during the later periods of developpment. »

De mon côté, j'ai fait valoir une série de raisons qui me paraissent légitimer l'assimilation de la vésicule à une membrane de résorption comme l'intestin.

Les deux organes ont, en effet, une souche commune; l'un et l'autre sont revêtus d'un épithélium qui, originellement, est un épithélium simple; l'un et l'autre édifient des diverticules qui peuvent se transformer en kystes dont l'épithélium est identique à l'épithélium de revêtement. Étudie-t-on d'un peu plus près les deux organes, les parentés subsistent; ici et là un pôle apical toujours encadré par une bandelette de fermeture et parfois muni de cils véritables [1]; ici et là des boules graisseuses et des grains de sécrétion; ici et là du protoplasma fonctionnel localisé, non point au pôle basal de la cellule comme me le fait dire à tort Jordan, mais au moins aux deux pôles opposés de la cellule.

Ces analogies entre l'endoderme vitellin et la cellule intestinale, Jordan ne peut faire autrement que les reconnaître lui-même; trois raisons pourtant l'empêchent d'assimiler l'un à l'autre les deux éléments qui nous occupent. L'une a trait à la nature des enclaves; la seconde à la différence fondamentale que veut voir Jordan entre la cellule absorbante et la cellule sécrétante; la troisième au vitellus.

« De ce qu'il existe ici et là des enclaves de nature variée, dans l'endoderme vitellin, il n'existe pas de preuves indiscutables que la nature de ces enclaves soit identique », écrit Jordan. Cette objection « vitale », j'avoue humblement ne pas la comprendre : elle est trop subtile pour moi. Voilà pourquoi, à mon grand regret, je dois passer outre, et j'en viens au second argument de mon contradicteur.

La ressemblance générale de la cellule intestinale et de l'endoderme vitellin résulte, ajoute Jordan, non point d'une commune fonction, mais d'une commune origine : il y a entre ces deux éléments toute la différence qui sépare la cellule absorbante de la

1. Prenant a vu ces cils sur l'iléon des mammifères adultes; Bassetta et moi les avons observés sur l'appendice humain.

cellule sécrétante. C'est là une opinion. Par malheur, elle n'est pas celle des histologistes compétents.

Jordan, ne niera pas, je pense, que la cellule des villosités concourt à la nutrition. C'est donc une cellule nutritive. Or « les cellules nutritives de l'organisme, écrit le professeur Prenant, sont des cellules sécrétrices : elles prennent au milieu » ambiant « des matériaux variés, les élaborent de diverses façons et les rendent transformés sous tel et tel état ». « Le phénomène sécréteur s'accomplit en trois temps : c'est d'abord la prise de substance au milieu ambiant... puis vient la transformation de la substance... dans une troisième phase la matière... devient de plus en plus différente de la substance cellulaire qui la sépare finalement d'elle-même, la sécrète en elle-même », avant de la rejeter par un acte d'excrétion cellulaire[1].

Et Prenant revient ailleurs, sur les cellules prismatiques à plateau « qui forment numériquement la partie la plus importante et aussi la plus caractéristique de l'épithélium intestinal » et constituent « les cellules spécifiques de l'intestin[2]. » Il écrit : « La cellule épithéliale de l'intestin se comporte comme un véritable élément glandulaire; et l'*absorption n'est qu'un cas particulier de la sécrétion glandulaire.* » « C'est une cellule glandulaire à sécrétion interne. Cette conclusion de Renaut et Mac Callum découle des recherches de Mingazzini, Drago et d'autres. Mais il y a plus. La cellule intestinale est un élément glandulaire à double face physiologique. Par sa face cavitaire ou extérieure, elle reçoit et élabore les matériaux absorbés; par sa face intérieure, elle émet ensuite, après les avoir élaborées, les matières qui passent dans le milieu sanguin ou lymphatique. Ces deux actes se passent sans doute respectivement dans les deux zones supra-nucléaire et infra-nucléaire de la cellule. Le polarité physiologique de la cellule intestinale suppose une bipolarité morphologique et la présence dans les deux zones, des mêmes organites, indispensables à la sécrétion glandulaire. C'est ce que l'observation paraît vérifier en montrant dans l'une, et dans l'autre, des formations mitochondriales

1. 1904. Prenant, Bouin et Maillard, *Traité d'histologie*, t. I, p. 475.
2. 1911. Prenant, Bouin et Maillard, *Traité d'histologie*, t. II, p. 813.

tandis que dans les cellules glandulaires ordinaires, une seule en est pourvue[1]. » C'est ce qu'elle paraît vérifier également dans l'endoderme vitellin où la disposition du protoplasma fonctionnel, vraisemblablement identique aux formations mitochondriales, est si différente de ce qu'elle est dans une cellule pancréatique, comme Jordan pourra s'en convaincre, en relisant, avec quelque soin mon mémoire de 1908.

D'ailleurs, Jordan n'est pas si loin de notre opinion qu'il le croit. « Nous apporterons, dit-il en 1910, des preuves pour montrer que les cellules endodermiques ont un « *rôle sécrétoire* transitoire[2] », et, ailleurs, il écrit : « *Quoique la structure histologique de la cellule endodermique puisse permettre l'absorption* », il ne saurait être ici question d'absorption pour la bonne raison « qu'il n'y a pas de vitellus à absorber. »

C'est là un point qui nous reste à examiner. Quoique ce vitellus ait été dûment constaté chez un certain nombre de Mammifères, je suis « seul, dit Jordan, parmi les auteurs récents, à admettre sa présence chez l'Homme ».

Que M. Jordan se détrompe : j'ai le regret profond de le contredire. Et je lui rappellerai un travail qu'il n'a pas oublié de citer dans sa liste bibliographique, mais qu'il a certes oublié de consulter. S'il l'avait parcouru, il n'eût pas manqué d'y lire, comme moi, ce passage d'Eternod qui ne prête pas matière à discussions oiseuses (p. 256 et 257). « Il nous a été donné dans un cas, chez un œuf humain jeune que l'on venait de retirer quelques minutes avant de l'utérus par une opération gynécologique, d'observer immédiatement et encore à l'état de survie, le contenu de la vésicule ombilicale; le liquide très transparent qui distendait fortement ce sac vitellin avait une belle couleur jaune dorée, comparable à celle du vitellus des œufs des saumons et des truites. Sous l'influence de la lumière, cette couleur n'a pas tardé, au bout de quelques instants, à se troubler, à se décolorer et à devenir opalescente[3]. » Eternod

1. *Loc. cit.*, t. II, p. 828.
2. Et il ajoute encore : « On peut concevoir aussi que les cellules endodermiques puissent sécréter quelque substance dans les vaisseaux qui entourent les diverticules. »
3. 1906. C. F. Eternod, Un lécitophore dans l'embryon humain, *Bibliograghie anat.*, t. V, p. 247.

ajoute ailleurs. « Le vitellus est formé chez l'homme d'un liquide orangé, transparent, dans lequel flotte un nombre plus ou moins considérable de cellules vitellines. »

Et ce savant croit si bien au vitellus chez l'homme, qu'il réédite la même phrase dans une nouvelle publication[1] (1909).

Ce liquide jaune, chargé de graisse, n'est pas, sans doute, identique au vitellus des Sauropsidés; ce n'en est pas moins du vitellus.

Je sais bien que Jordan regarde ce liquide comme un produit de sécrétion, nécessaire pour préparer l'absorption du vitellus, chez les animaux munis d'un dentoplasme abondant; chez l'homme, la sécrétion du liquide vitellin continue à se faire, tout inutile qu'elle soit

S'il en est ainsi, j'embarrasserai fort Jordan en lui demandant, à mon tour, comment il se fait que ce produit soit abondant dans les jeunes vésicules où la cellule endodermique ne présente encore aucun signe d'activité glandulaire[2]!

III. — J'en viens maintenant à la conception formulée par Selenka[3] sur le rôle de la vésicule.

1. 1909. C. F. d'Eternod, *L'œuf humain. Implantation et gestation; trophoderme et placenta* (mémoire publié à l'occasion du jubilé de l'université de Genève), p. 72.

2. Tout récemment, J. Norberg (1912), sans connaître ou tout au moins sans citer mon travail de 1908, déclare que la vésicule ombilicale est un organe de sécrétion interne destiné à régulariser le chimisme organique. Mais c'est là une conclusion physiologique que n'autorisent nullement les deux observations de cet auteur.

3. Selenka (1891-1899), écrit dans ses *Studien über Entwickelungsgeschichte*, H. V, Erste Halfte, p. 179; « Erstens bei den Beuteltieren vergrössert sich der Dottersack während des Uterinlebens stetig und seine Gefässenetze werden immer reicher und reicher; sie allein vermitteln Zufuhr von Nahrung und Atemluft zum Embryonalkörper, während die Allantois zum Harnreservoir degradiert wird und keine beteudente Grösse erlangt, weil der Harn durch die Dottergefässe wieder gesammelt und in die Uterinhohle befordet werden kann. Verglichen mit den Reptilien erscheint die Allantois der Beuteltiere ihrer Funktion der Atmung wieder beraubt.

Zweitens bei Insectivoren, Pteropus, Nagern, Raubtieren, etc., haben die Dottersackgefässe anfangs zwar ebenfalls die Bedeutung eines Nähr- und Atemorganes, aber beide Funktionen werden gar bald von der Allantois übernommen. An der Ernährung des Embryos beteiligen sich demnach im Anbeginn der Entwickelung das Chorionektoderm, hierauf die Dottersackgefässe und später die Allantois gafässe. Bei Nagetieren kann bekanntlich ein Abschnitt der Dottergefässe bis zur Geburt erhalten bleiben.

Drittens, bei den Widerkäuern, den Affen und dem Menschen ist der Dottersack ausser Funcktion gesetzt und ein rudimentäres Gebilde geworden; denn er wird vom Chorion abgehoben, bevor Gefässe in seiner Wandung auftreten. Und wenn auch das Nabelblaschen später sich ausweitet und vascularisiert wird, so ist diese verspätete Ausgestaltung zwar morphologisch bedeutungsvoll, funktionell aber wertlos, weil die Dottergefässe stets vom der Nahrungs und Atemherde weit entfernt bleiben. »

Pour cet auteur « la vésicule a une signification morphologique, mais une fonction nulle ».

Jordan adopte cette interprétation ; cependant il estime, avec tout le monde, que l'organe joue un rôle dans l'hématopoièse. Il eût pu même apporter à la formule de Selenka, un second correctif. Oublie-t-il, comme il le déclare lui-même à plusieurs reprises, que « les cellules endodermiques ont transitoirement une fonction sécrétrice » ?

Quant à la présence de ces nombreux bourgeons endodermiques qu'on trouve à la période d'état, la seule que connaisse Jordan, elle serait « l'espressione della tenacia della forza erreditaria ». Chez l'homme dit Jourdan, en paraphrasant Paladino, « le pouvoir héréditaire oblige l'endoderme à se développer hors de proportion avec la surface qu'il doit recouvrer et qui confine au mésoderme. D'où la nécessité mécanique de s'invaginer et de former des cryptes. »

La vésicule ombilicale est, chez l'homme, beaucoup moins développée que chez d'autres animaux vertébrés. C'est là un fait d'observation. Elle entre en régression très vite, et son involution est parfois très avancée chez l'embryon de deux centimètres. A partir de ce moment, le sac vitellin passe à l'état de vestige ; il est un simple souvenir d'une étape du développement[1] : c'est un organe rudimentaire.

Mais Jordan pense que la vésicule représente pendant toute sa durée « le vestige d'un organe anciennement important ». J'estime, au contraire, qu'elle est le siège d'une activité glandulaire qui, pour être transitoire, n'en a pas moins son utilité.

En faveur de cette opinion plaide un fait. C'est l'abondance et la multiplicité des produits dont est chargé l'endoderme vitellin. Si l'endoderme était dépourvu de tout rôle physiologique, on ne s'explique pas pourquoi il ferait œuvre d'élaboration, car toujours un organe est morphologiquement subordonné à sa fonction ; et cette subordination est tellement étroite que l'organe se modifie, dans sa forme et dans sa structure, toutes les fois que sa fonction se perfectionne ou disparaît.

1. Qui rappelle probablement une disposition ancestrale.

J'écrivais donc en 1908 : « Qu'un organe devienne rudimentaire, il subira des phénomènes de régression qui portent sur sa morphologie externe comme sur sa structure. La réduction de sa taille coïncide avec l'atrophie[1] de ses éléments. Et il en est ainsi, non seulement pour les organes rudimentaires (épiphyse, notocorde), pour les organes dont on lie les voies d'excrétion (testicule), mais aussi pour les organes comme le mamelle qui subissent, et parfois à maintes reprises, les phénomènes de régression. »

Cette phrase était claire, j'imagine. Je rappelais tout d'abord que les organes embryonnaires, qui s'atrophient sont ceux qui n'ont plus de fonction : ils prennent rang au nombre des formations réversives. Je montrais ensuite que cette subordination de l'organe à la fonction est un phénomène très général; on l'observe dans l'espèce humaine, au cours de la vie extra-utérine : toutes les fois qu'un organe ne peut plus exercer sa fonction, il s'atrophie. C'est le cas des canalicules séminipares, à la suite de la ligature du canal déférent; c'est le cas de la glande mammaire quand l'excitation fonctionnelle (succion) lui fait défaut, quand la femme n'allaite pas ou cesse d'allaiter.

Jordan s'est élevé contre cette notion, bien à tort, comme je veux le lui montrer. Je m'excuse auprès du lecteur de cette longue digression qui ne présentera pour lui qu'un médiocre intérêt. Elle est nécessaire, cependant, pour remettre au point la question.

Jordan trouve que l'épiphyse de l'homme n'est pas un organe atrophié. « Les cellules qui, chez les Reptiles fonctionnaient comme des récepteurs de lumière ont disparu, dit-il, mais les éléments qui sont demeurés sont tout à fait normaux et fonctionnent peut-être comme une glande à sécrétion interne. »

Je répondrai à Jordan qu'il n'est pas du tout certain comme il le croit, que l'épiphyse humaine soit l'homologue de l'œil pinéal des Reptiles. Ce que nous savons en revanche, c'est que l'épiphyse des Mammifères est originellement constituée par une série de vésicules. Ultérieurement, l'organe dégénère; la lumière des vésicules

1. Je rappelle pour le lecteur étranger que le mot atrophie est un terme très général. Quand on veut préciser qu'on entend par là une réduction de taille de la cellule ou une réduction de nombre des éléments d'un tissu on le fait suivre d'un qualificatif « atrophie volumétrique, atrophie numérique ».

disparaît; du sable cérébral apparaît constamment. Ce sont là, si je ne me trompe, des signes d'atrophie!

L'auteur américain estime aussi que « le notochorde ayant rempli ses fonctions spéciales, disparaît exactement comme les poils de lanugo ».

C'est pour moi une nouveauté. J'ai toujours appris que le noyau gélatineux qui constitue la partie centrale du disque vertébral est le reliquat d'un organe embryonnaire. Le notochorde, organe originellement épithélial, s'atrophie et ses résidus persistent parfois jusqu'à soixante ans, parfois plus tard encore.

Je remercie Jordan de se donner la peine de m'apprendre que les cellules interstitielles ne disparaissent pas toujours du testicule en voie de régression; je ne l'ignorais pas, car j'ai été des premiers à montrer que la fonction de la cellule interstitielle était indépendante de la spermatogenèse (1898).

Si la cellule interstitielle persiste sur le testicule en régression[1], c'est que sa fonction persiste; c'est qu'elle a conservé ses voies d'excrétion, les vaisseaux sanguins. Si la lignée séminale disparaît, c'est pour des raisons précisément inverses. Et, sans le vouloir, Jordan confirme ici pleinement mes vues. Je n'en demandais pas tant.

J'aurais encore bien d'autres choses à dire; mais assez de polémique : concluons.

Les exemples que j'ai cités[2], montrent tous que l'organe qui perd sa fonction s'atrophie constamment. Il serait aisé d'établir la proposition inverse et de montrer que, du fait de l'acquisition d'une fonction nouvelle, l'organe modifie sa structure.

Quand je constate que la cavité vésiculaire est distendue par un liquide orangé, quand ce liquide préexiste à la différenciation glandulaire de l'endoderme vitellin, je raisonne et je dis : ce liquide n'est point un produit de sécrétion; ce ne peut être que du vitellus comme le soutient une série d'auteurs.

Quand je trouve dans l'endoderme vitellin les signes histolo-

1. Quelle que soit la cause de cette régression (vieillesse, ectopie, ligature du déférent).
2. Et que j'avais jugés inutiles de développer dans mon premier travail.

giques d'une activité secrétoire, je ne puis me résoudre à conclure que la cellule sécrète, mais que sa sécrétion ne sert à rien. J'estime, au contraire, que cette sécrétion est en rapport avec l'absorption du vitellus, avec sa transformation et avec l'excrétion du dentoplasme ainsi modifié. Et pour arriver à cette notion, je ne suis pas entré, je crois, « dans des spéculations qui dépassent les limites des conclusions légitimes ». J'ai pris des faits, et je les ai simplement comparés entre eux.

Quand on compare la vésicule ombilicale de l'homme et des autres Vertébrés, on constate que cet organe embryonnaire n'acquiert chez l'homme qu'un développement relativement restreint, et les opinions émises sur sa signification ne nous paraissent pas vraies à l'exclusion l'une de l'autre.

Dans le premier stade de son évolution, la vésicule fournit des vaisseaux et des cellules sanguines. Elle constitue le premier et le seul organe d'*hématopoïèse* que possède l'embryon, au début de son développement.

La vésicule arrive assez vite à sa période d'état. Elle fonctionne comme la muqueuse intestinale; elle paraît résorber le liquide qui la distend. L'endoderme ombilical fixe les matériaux nutritifs du vitellus, les rend assimilables et les transmet aux capillaires sanguins. A ce point de vue très général, l'endoderme vitellin peut être considéré comme une glande, puisqu'il transforme des matériaux qu'il n'utilise pas lui-même. Ce serait même une glande à sécrétion interne, puisqu'il déverse ses produits d'élaboration dans des vaisseaux.

Mais ce *rôle nutritif*, dont l'endoderme vitellin porte la caractéristique histologique, n'est pas également prolongé chez tous les Vertébrés. Si ce rôle est de durée considérable chez les Sauropsidés, qui sortent de l'œuf pour courir le monde, il est de durée très réduite chez les Mammifères vivipares, en raison même de leur mode de développement. Mais ce rôle nutritif, pour être transitoire, n'en demeure pas moins considérable : il ne faut pas juger l'importance d'une fonction à sa durée.

La période d'état une fois terminée, la vésicule entre en régression. Épithélium, glandes, vaisseaux s'atrophient, puis disparaissent. L'organe est alors réduit à un nodule conjonctif, parfois calcifié. Il passe au rang des organes sans structure spécifique et sans fonction. C'est un organe rudimentaire, pendant la majeure partie de sa grossesse.

Si j'osais caractériser maintenant, d'une façon un peu schématique, le rôle de la vésicule ombilicale, je dirais : la vésicule est, d'abord un organe hématopoiétique; c'est, plus tard, un organe nutritif; et, très vite, elle tombe au rang d'organe représentatif. En un mot, la vésicule n'a pas une structure fixe et un rôle unique. Sa structure, comme sa signification, varient à chacune des trois grandes étapes de son ontogenèse.

(*A suivre.*)

Bibliographie

Landois' Lehrbuch der Physiologie des Menschen, par Rosemann, t. I, 13ᵉ édit., 1913, Urban et Schwarzenberg, Berlin et Wien.

Rosemann vient de faire paraître le tome I de la 13ᵉ édition du *Manuel de physiologie* de Landois qui, on le sait, a été traduit dans toutes les langues. Ce traité se distingue de la plupart des ouvrages similaires par la préoccupation constante d'appliquer la physiologie à la médecine, c'est-à-dire d'expliquer les troubles morbides à l'aide des phénomènes normaux.

Le tome I contient, outre l'introduction et la constitution chimique de l'organisme, les chapitres suivants : 1° *physiologie du sang*; 2° *physiologie de la circulation*; 3° *respiration*; 4° *digestion*; 5° *résorption*; 6° *échanges nutritifs;* 7° *sécrétion urinaire*; 8° *activité sécrétoire de la peau*; 9° *sécrétions internes*; 10° *chaleur animale.* Pour donner une idée du soin apporté à l'exposé des diverses questions, nous dirons que 35 paragraphes sont consacrés à la physiologie du sang, à savoir : signification du sang, ses propriétés physiques, ses ferments; pression osmotique, isotonie, perméabilité des hématies, hémolyse, forme et dimensions des hématies, hémoglobine, coagulation, etc. Les autres chapitres sont exposés avec la même méthode rigoureuse, de sorte que le tome I, fort de 464 pages, est subdivisé en 209 paragraphes.

Si Rosemann a conservé le plan primitif du livre, il n'a pas craint d'introduire des modifications prévues et indiquées d'ailleurs par Landois dans les conversations entre maître et élève. C'est ainsi qu'il a abrégé et réduit les paragraphes qui traitent de l'histologie et de l'anatomie microscopique, ne maintenant que les éléments nécessaires à la compréhension du fonctionnement des tissus et des organes. Pensant, avec raison à mon avis, qu'il est indispensable au lecteur de pouvoir remonter aux sources pour approfondir au besoin le sujet par la lecture des mémoires originaux, Rosemann a ajouté à la plupart des chapitres l'index bibliographique des mémoires les plus récents et les plus importants.

A ces titres divers (forme concise, exposé méthodique, souci constant de renseigner sur les sources), ce manuel constitue un véritable vade-

mecum pour tous ceux qui s'occupent de physiologie, de biologie et de leurs applications médicales.

La lecture de ce volume, quelque bien fait qu'il soit, m'a suggéré certaines réflexions, certains *desiderata*. Il est bien entendu que l'enseignement donné aux jeunes gens n'est profitable que s'il est fait sous la forme d'un exposé synthétique où l'on évite les discussions oiseuses qui troubleraient l'esprit des débutants. Mais si les faits biologiques que nous devons à l'observation et à l'expérimentation sont nombreux, nous continuons à être loin de compte au point de vue de leur interprétation rationnelle.

Dans ces conditions, il me semble fâcheux d'expliquer tous les faits en les faisant rentrer dans le système à la mode sans avertir le futur médecin de la signification différente que leur attribuent d'autres observateurs. En procédant ainsi, on supprime toute initiative, toute réflexion, et l'élève est persuadé qu'en appliquant aux images qu'il a sous les yeux les formules des manuels, il possède la science absolue. Il me semble infiniment préférable, après avoir décrit le fait concret, de présenter au lecteur ou à l'élève les diverses tentatives d'explication. De cette façon celui-ci apprendrait à réfléchir et se préparerait aux difficultés de la pratique médicale. Un seul exemple pour préciser ma pensée : les leucocytes changent de forme, voilà le fait acquis. Il s'agit de l'interpréter. Est-ce parce que ces éléments sont doués de propriétés spécifiques ou bien tout simplement parce que les leucocytes continuent à subir des phénomènes d'hydratation et de fonte, semblables à ceux qui ont présidé à leur formation? On aura beau dissimuler les points de vue nouveaux, l'interprétation la plus rationnelle finira par se faire jour et par triompher. Il est de même des voyages que les lymphocytes effectueraient par mouvements amiboïdes; à mon avis, c'est là un mythe.

En un mot, si l'étudiant et le médecin n'ont pas le loisir de suivre les fluctuations de la théorie, il est nécessaire non seulement de les tenir au courant du progrès, mais de les mettre en face des phénomènes naturels qu'il s'agit d'interpréter. Leur annoncer la bonne nouvelle sous la forme de propositions signées de quelque grand nom, c'est retomber dans la scolastique. En critiques avisés, les auteurs de manuels devraient, après avoir montré les points faibles et les lacunes des systèmes, grouper les faits nouveaux pour orienter le lecteur et lui permettre d'entrevoir une explication conforme à la réalité.

Éd. Retterer.

Einführung in die Biochemie für Naturhistoriker und Mediziner, par VICTOR GRAFE, F. Deuticke, Leipzig et Wien, 1913.

Ce livre qui est une *introduction à la biochimie* est destiné aux naturalistes et aux médecins pour leur donner un aperçu des phénomènes physico-chimiques communs aux organismes végétaux et animaux.

L'énumération des principaux chapitres en dira plus long que toutes les considérations : 1° *lois générales physico-chimiques de la cellule*; 2° *les matériaux chimiques du travail cellulaire*; 3° *la cellule* (plasmolyse, coefficients isosmotiques, membrane plasmique, hémolyse); 4° *édification et destruction organiques.*

V. Grafe tente de montrer quelle est l'énergie chimique qui transforme les aliments en substance vivante; comment les forces physiques agissent pour transmettre aux descendants la *forme* de la matière vivante et de quelle façon elles font, à l'aide des substances amorphes, des éléments figurés. Il traite ensuite des forces qui interviennent lorsque la matière abandonne les êtres vivants pour retourner à l'état inorganique, et de celles qui agissent pour permettre aux corps inorganiques de reprendre la forme organisée.

Grâce à V. Grafe, nous possédons un exposé méthodique et clair des phénomènes physico-chimiques qui régissent le fonctionnement de la matière vivante.

ÉD. RETTERER.

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD

REVUE DE MÉDECINE & REVUE DE CHIRURGIE

La *Revue de Médecine* et la *Revue de Chirurgie* paraissent tous les mois : chaque livraison de la *Revue de Médecine* contient 5 à 6 feuilles grand in-8; chaque livraison de la *Revue de Chirurgie* contient de 11 à 12 feuilles grand in-8.

S'ADRESSER POUR LA RÉDACTION :

Revue de Médecine : à M. le Pr **Landouzy**, 15, rue de l'Université, Paris (7e), ou à M. le Pr **Lépine**, 1, place Gailleton, Lyon.

Revue de Chirurgie : à M. le Pr **E. Quénu**, École de Médecine, Paris (6e).

POUR L'ADMINISTRATION :

A la Librairie **Félix Alcan**, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

PRIX D'ABONNEMENT :

Pour la Revue de Médecine		**Pour la Revue de Chirurgie**	
Un an, Paris	**20** fr.	Un an, Paris	**30** fr.
— Départements et étranger	**23** fr.	— Départements et étranger	**33** fr.
La livraison, **2** fr.		La livraison, **3** fr.	

Les *deux Revues* réunies, un an, Paris, **45** fr.; départements et étranger, **50** fr.

Les abonnements partent du 1er janvier.

Les quatre années de la *Revue mensuelle de Médecine et de Chirurgie* (1877, 1878, 1879 et 1880) se vendent chacune séparément 20 fr.; la livraison, 2 fr.

Les trente-deux premières années (1881 à 1912) de la *Revue de Médecine* se vendent le même prix. Les dix-huit premières années (1881 à 1898) de la *Revue de Chirurgie*, 20 fr.; les autres années, 30 fr.

TRAITÉ INTERNATIONAL

DE

PSYCHOLOGIE PATHOLOGIQUE

ET DE

THÉRAPEUTIQUE DES MALADIES MENTALES

Publié sous la direction du Dr **A. MARIE**, de Villejuif.

Vient de paraître

TOME TROISIÈME ET DERNIER

PSYCHOPATHOLOGIE APPLIQUÉE

PAR MM. LES

Prs Bagenoff, Bianchi, Sikorsky, G. Dumas, Havelock-Ellis, Drs Cullerre, A. Marie, Dexler, Pr Salomonsen.

Un vol. grand in-8, de VIII-1086 pages, avec 384 gravures dans le texte.................. **25** fr.

Précédemment parus :

TOME PREMIER. — PSYCHOPATHOLOGIE GÉNÉRALE

Par MM. les Professeurs GRASSET, DEL GRECO, P. MARIE, P. MINGAZINI, MARINESCO, LUGARO, L. LAVASTINE, MEDEA, CLOUSTON, DIDE, BECHTEREW, CARRARA FERRARI, MARRO.

Un vol. grand in-8, de XX-1028 pages, avec 353 gravures dans le texte.................. **25** fr.

TOME DEUXIÈME : PSYCHOPATHOLOGIE CLINIQUE

Par MM. les Professeurs BAGENOFF, BECHTEREW, Drs BOURILHET, CAPGRAS, COLIN, DENY, HESNARD, LHERMITTE, MAGNAN, A. MARIE, Prs PICK, PILCZ, RÉGIS, Drs RICHE, ROUBINOVITCH, SÉRIEUX, SOLLIER, Pr ZIEHEN.

Un vol. grand in-8, de XXIII-1000 pages, avec 341 gravures dans le texte.................. **25** fr.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

7514

XLIXe ANNÉE, 1913. N° 3. — MAI-JUIN

Journal de l'Anatomie

et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

SOMMAIRE

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro . . . . 6 fr. »
Un an, pour Paris . . . . 30 »
— pour les départements et l'étranger . . . . 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des *analyses et comptes rendus* des travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique*.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la Librairie Félix Alcan, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

Viennent de paraître :

Bacillotuberculose non folliculaire. *Étude historique, analytique, synthétique, clinique et expérimentale des réactions non folliculaires des tissus au bacille de Koch*, par **H. GOUGEROT**, interne, médaille d'or des hôpitaux de Paris. 1 vol. in-8 . . . . 5 fr.

MANUEL PRATIQUE DE KINÉSITHÉRAPIE

PAR

L. DUREY, R. HIRSCHBERG, R. LEROY, R. MESNARD, G. ROSENTHAL, H. STAPFER, F. WETTERWALD, E. ZANDER Jor

Ouvrage complet en 7 fascicules.

Fascicule I. — **F. Wetterwald.** *Le rôle thérapeutique du mouvement. Notions générales.* — **E. Zander Jor.** *Maladies de la circulation.* 1 vol. in-8, avec 75 fig. **3** fr.

Fascicule II. — **H. Stapfer.** *Gynécologie.* 1 vol. in-8, avec 12 figures . . . . **4** fr.

Fascicule III. — **G. Rosenthal.** *Maladies respiratoires (méthode de l'exercice physiologique de la respiration).* 1 vol. in-8, avec 50 figures . . . . **5** fr.

Fascicule IV. — **René Mesnard.** *Kinésithérapie orthopédique.* 1 v. in-8, avec 91 fig. **3** fr.

Fascicule V. — **F. Wetterwald.** *Maladies de la nutrition.* — **Raoul Leroy.** *Maladies de la peau.* 1 vol. in-8, avec 47 figures . . . . **4** fr.

Fascicule VI. — **L. Durey.** *Les traumatismes et leurs suites.* 1 v. in-8, avec 32 fig. **4** fr.

Fascicule VII. — **L. Hirschberg.** *La rééducation motrice.* 1 v. in-8, avec 38 fig. **3** fr.

L'ouvrage se vend aussi en 2 volumes in-8 de XII-1502 pages, avec 344 figures, *ensemble* . . . . **25** fr.

Évolution

de la Cloison pharyngo-œsophagienne

chez l'Embryon de Vipera aspis

Par MM. F. TOURNEUX et Ch. FAURE

Les travaux les plus récents, dont les indications figurent à la fin de ce mémoire, ont montré que chez tous les Vertébrés, les Mammifères exceptés, l'œsophage est obturé, à un moment donné du développement, par un bouchon épithélial résultant de la soudure des parois opposées du canal. Encore, chez les Mammifères, l'épithélium œsophagien est-il, à un certain stade embryonnaire, notablement épaissi et creusé d'excavations arrondies dont les unes sont indépendantes, et dont les autres communiquent avec la lumière centrale rétrécie. Le bouchon épithélial, qui s'étend sur une hauteur plus ou moins considérable, siège de préférence au niveau de l'extrémité supérieure de l'œsophage, au point où ce conduit se continue avec le pharynx. L'amas épithélial figurant le bouchon œsophagien persiste à l'état plein plus ou moins longtemps suivant les groupes. Dans certains cas de perforation ou de résorption tardive, on le voit, au moment de la dilatation de l'œsophage, s'étirer transversalement, et former une membrane épithéliale mince que l'on peut désigner sous le nom de *cloison pharyngo-œsophagienne.* Nous avons étudié l'évolution de cette cloison chez l'embryon de Vipera aspis.

Après avoir décrit les embryons de plus en plus âgés que nous avons examinés, nous relaterons les quelques indications bibliographiques que nous avons pu recueillir, et nous résumerons, sous forme de conclusions, le résultat de nos recherches.

A. — Observations personnelles.

Les embryons que nous avons eus à notre disposition ont été fixés les plus jeunes au liquide de Kleinenberg, et les plus âgés au liquide formolé (10 p. 100). Les premiers ont été colorés en masse au carmalun, et les seconds sur lames à l'hématéine. L'extrémité céphalique de ces embryons a été décomposée en coupes sagittales ou en coupes transversales sériées, de préférence en coupes sagittales.

1° *Embryon mesurant une longueur de 9 mm., sans déroulement de l'extrémité caudale qui décrit quatre tours de spire.*

(Kleinenberg, carmalun, coupes sagittales.)

Sur cet embryon, l'extrémité supérieure de l'œsophage, encore ouverte sur l'embryon de 6 mm., se montre obturée par un bouchon épithélial d'une longueur de 480 μ sur une épaisseur de 90 μ. Immédiatement en avant de l'œsophage, débouche le tube laryngo-trachéal encore perméable. La distance du bouchon œsophagien à la poche de Rathke, mesurée sur le plafond du pharynx, atteint 1 mm. environ.

2° *Embryon mesurant une longueur de 10 mm., sans déroulement de l'extrémité caudale.*

(Kleinenberg, carmalun, coupes sagittales.)

La disposition générale des organes se rapproche sensiblement de celle que nous venons d'indiquer chez l'embryon de 9 mm. L'œsophage, dans son segment attenant au pharynx, est également bourré de cellules épithéliales sur une longueur de 550 μ; seulement, tandis que, chez l'embryon de 9 mm., le bouchon épithélial était massif dans toute son étendue, chez l'embryon de 10 mm. il est creusé dans sa moitié inférieure d'excavations arrondies qui communiquent partiellement les unes avec les autres. Le diamètre

transversal de l'œsophage (diamètre du tube épithélial), sensiblement le même dans les segments creux et plein, mesure environ 100 µ; la distance du bouchon à la poche de Rathke n'a pas varié (1 mm.).

En avant et au-dessus de l'œsophage, s'ouvre le conduit laryngo-trachéal, encore creux dans toute son étendue.

3° *Embryon de 75 mm., après déroulement de l'extrémité caudale.*

(Kleinenberg, carmalun, coupes sagittales.)

L'œsophage a augmenté sensiblement de largeur, et le bouchon épithélial, étiré transversalement, s'est aplati et s'est transformé en une mince membrane séparant le pharynx du conduit œsophagien. Sur l'extrémité céphalique placée dans la station verticale, cette cloison pharyngo-œsophagienne, d'une épaisseur de 4 à 12 µ sur une largeur antéro-postérieure de 500 µ, se dirige obliquement d'arrière en avant et de bas en haut; elle est exclusivement formée de cellules épithéliales aplaties parallèlement à la surface, et disposées sur deux ou plusieurs rangées.

Le tube laryngo-trachéal a été entraîné en haut et en avant dans l'allongement de la paroi pharyngo-œsophagienne, et son extrémité, maintenant remplie par un bouchon épithélial, se trouve située au même niveau que l'hypophyse, à une distance de 1 300 µ du bouchon œsophagien.

4° *Embryon de 110 mm. (a).*

(Kleinenberg, carmalun, coupes transversales.)

L'examen des différentes coupes sériées nous apprend que la cloison pharyngo-œsophagienne, dont l'insertion ventrale s'effectue à une distance de 1,5 mm. du bouchon laryngé, affecte dans son ensemble la forme d'une bourse dont le fond vient bomber dans l'excavation bucco-pharyngienne. La cloison, d'une épaisseur de 5 µ, se compose exclusivement de cellules épithéliales aplaties;

elle est pénétrée sur son pourtour par un coin mésodermique qui toutefois ne dépasse pas quelques μ en profondeur.

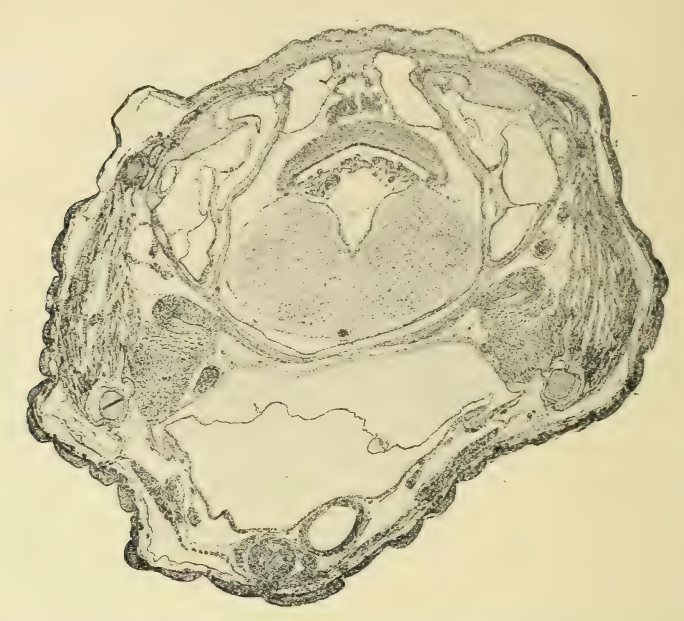


Fig. 1. — Coupe transversale de l'extrémité céphalique sur un embryon de Vipera aspis long de 110 mm. (*a*). La cavité œsophagienne ventrale est séparée de la cavité pharyngienne dorsale par une cloison épithéliale tendue transversalement (photographie, grossiss. : 20/1).

La figure 1 représente une section transversale de cette cloison passant entre les insertions ventrale et dorsale.

5° *Embryon de 110 mm.* (*b*).

(Kleinenberg, carmalun, coupes sagittales.)

Le fond de la poche pharyngo-œsophagienne très développée chez cet embryon, s'élève à la hauteur du bouchon laryngé et de l'hypophyse (fig. 2). La paroi postérieure, sensiblement parallèle à la voûte du pharynx, atteint une longueur de 1 750 μ; la paroi antérieure, plus oblique, 1 300 μ seulement. La distance qui sépare les deux insertions ventrale et dorsale, mesurée verticalement, est de 800 μ.

La cloison atteint une épaisseur de 25 à 40 μ suivant les points envisagés. Elle est constituée, dans sa partie moyenne, de cellules

lamelleuses étalées parallèlement à la surface, dont les noyaux

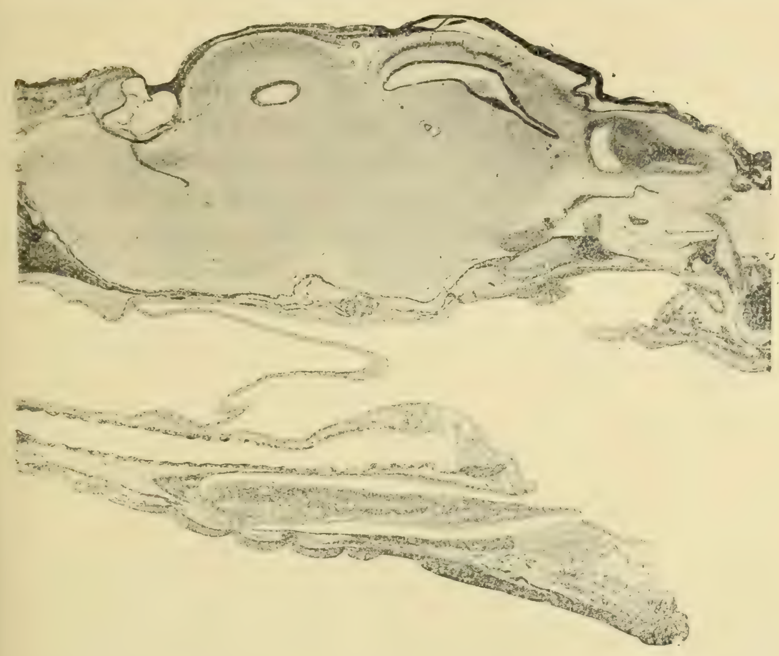


Fig. 2. — Coupe sagittale de l'extrémité céphalique sur un embryon de Vipera aspis de 110 mm. (*b*). La cloison pharyngo-œsophagienne est déprimée en forme de poche dont le fond fait saillie dans l'excavation bucco-pharyngienne. Au-dessous de l'insertion ventrale, s'étend le tube laryngo-trachéal obturé à son extrémité (photographie, grossiss. : 15/1).

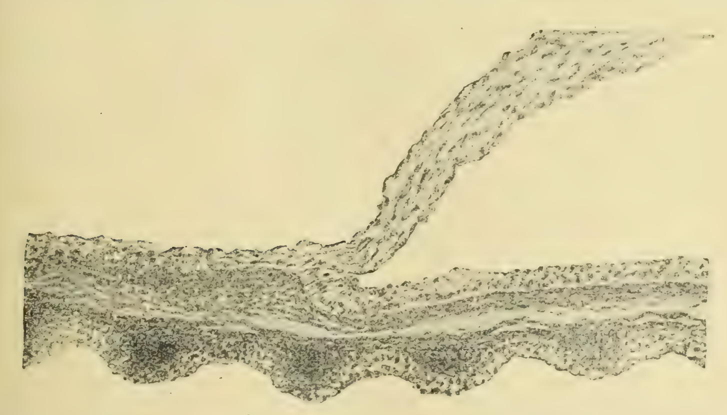


Fig. 3. — Coupe sagittale de l'insertion ventrale de la cloison pharyngo-œsophagienne sur le même embryon de 110 mm. (*b*). La cloison se continue directement avec les épithéliums du pharynx et de l'œsophage, sans pénétration d'éléments mésodermiques dans son épaisseur (photographie, grossiss. : 150/1).

ratatinés se colorent d'une façon intense par le carmalun, et pré-

sentent ainsi les caractères de la dégénérescence pycnotique. Ces éléments ne se trouvent point en contact immédiat sur tous les points de leur étendue, mais ils sont séparés de distance en distance par de petites excavations arrondies ou aplaties dans le sens de la membrane. Il en résulte un tissu particulier, offrant certains points de ressemblance avec le tissu conjonctif, mais que l'étude de son développement et l'examen du bord d'insertion de la cloison démontrent être un tissu exclusivement épithélial (fig. 3).

La couche moyenne de la membrane est revêtue sur ses deux faces par des cellules plus épaisses, dont le corps bombe fréquemment à l'extérieur, et affecte parfois une forme nettement pédiculée.

6° *Embryon de 120 mm.*

(Kleinenberg, carmalun, coupes sagittales.)

La poche formée par la cloison s'étend jusqu'au bouchon laryngé. La distance verticale des insertions ventrale et dorsale de la cloison mesure 1 600 μ ; l'insertion dorsale est éloignée de 1 500 μ de la formation hypophysaire.

La cloison, un peu moins épaisse que chez l'embryon de 110 mm. (*b*), est constituée par une sorte de tissu feuilleté dont les espaces, étirés sur la coupe parallèlement à la surface, ne renferment aucune substance colorable. A la surface, quelques cellules font saillie à l'extérieur.

7° *Embryon de 140 mm.*

(Formol, hématéine, coupes sagittales.)

La cloison, moins incurvée que dans les stades précédents, mesure une épaisseur plus considérable, 35 μ dans sa partie marginale, et 140 μ dans sa partie centrale; elle s'étend sur une largeur de 1,5 mm. Sa constitution est la même que chez l'embryon de 110 mm. (*b*), mais les cellules de la zone moyenne sont manifestement en voie de dégénérescence.

L'insertion ventrale de la cloison est distante de 4 mm. de l'orifice laryngé encore clos.

8° *Embryon de 145 mm.*

(Formol, hématéine, coupes sagittales.)

Le fond de la poche s'arrête à une distance de 300 μ de l'hypophyse ; sa paroi dorsale mesure une longueur de 2 220 μ, et sa paroi ventrale 1 600 μ. La distance verticale entre les insertions ventrale et dorsale, est de 700 μ. L'épaisseur de la membrane formée dans toutes ses parties de cellules épithéliales aplaties, ne dépasse pas 20 μ.

9° *Embryon de 190 mm.*

(Formol, hématéine, coupes sagittales.)

A ce stade voisin de la naissance, la cloison a disparu dans toute son étendue, sans laisser aucune trace sur son pourtour. La muqueuse de l'œsophage s'est soulevée en plis longitudinaux nettement accusés.

B. — Historique.

Nous ignorons si l'évolution de la cloison pharyngo-œsophagienne a été l'objet d'une étude suivie chez les Ophidiens. Les seules indications que nous ayons pu recueillir sont les suivantes.

Karl Thäter, élève du professeur Fleischmann, dans ses recherches sur le plafond buccal des Ophidiens et des Chéloniens (*Morphol. Jahrbuch*, 1910), représente quatre coupes longitudinales idéales portant sur l'extrémité céphalique d'embryons de Tropidonotus natrix de plus en plus développés (fig. 13, 14, 15 et 16 de la planche IX). La cloison est figurée en noir, et l'explication des planches mentionne le nom de septum pharyngien (Rachenseptum). Le texte ne lui consacre toutefois aucune description.

De son côté, B. Peyer, dans une étude sur le développement du crâne chez Vipera aspis, publiée également dans *Morphol. Jahr-*

buch (1912), figure manifestement la cloison sur trois coupes transversales (fig. 4, 5 et 6 intercalées dans le texte), mais sans la désigner par une lettre de renvoi.

C. — Conclusions.

Les recherches précédentes nous conduisent à formuler les conclusions suivantes.

1° Chez l'embryon de Vipera aspis, l'œsophage, perméable dans toute sa longueur au stade de 6 mm. (sans tenir compte des quatre tours de spire décrits par l'extrémité caudale), est obturé, aux stades de 9 et de 10 mm., dans son segment supérieur attenant au pharynx, par un bouchon épithélial résultant de l'épaississement et de la soudure des parois épithéliales opposées du canal.

2° Au stade de 75 mm. (mensuration prise après déroulement de l'extrémité caudale), l'œsophage s'est sensiblement élargi, et le bouchon épithélial, étiré transversalement, s'est transformé en une mince membrane (4 à 12 μ) formant la séparation entre le pharynx et l'œsophage, et que nous proposons de désigner sous le nom de *cloison pharyngo-œsophagienne*.

3° Dans les stades ultérieurs (110, 120, 140 et 145 mm.), la cloison s'est épaissie, en même temps que son insertion antérieure a été entraînée en haut et en avant dans l'allongement de la paroi ventrale de l'excavation bucco-pharyngienne. Sur l'extrémité céphalique placée dans la station verticale, la cloison se dirige ainsi obliquement de bas en haut et d'arrière en avant.

4° Malgré son épaisseur plus considérable, qui peut s'élever dans certains cas jusqu'à 140 μ, la cloison reste exclusivement formée de cellules épithéliales, sans que nous ayons pu constater une immigration centrale du mésoderme ambiant, comme le fait se produit normalement pour le voile primitif du palais. Dans les couches moyennes, les cellules épithéliales sont aplaties parallèlement à la surface, avec un noyau ratatiné, en voie de dégénérescence pycnotique; sur les deux faces de la membrane, elles présentent une épaisseur plus considérable, bombant sou-

vent en dehors, et affectant parfois une forme nettement pédiculée.

5° En même temps que la cloison s'épaissit, elle augmente de largeur, et, comme ses insertions ne s'écartent pas dans les mêmes proportions, la membrane tout entière se déprime en son milieu, et forme alors une sorte de poche ou de bourse dont le fond se prolonge dans l'excavation bucco-pharyngienne, et peut même atteindre le bouchon épithélial du larynx.

6° Au voisinage de la naissance (embryon de 190 mm.), la cloison a complètement disparu, sans laisser aucune trace sur son pourtour. L'absence de stades intermédiaires ne nous a pas permis de nous rendre compte du mode de disparition de cette membrane.

Index bibliographique

Concernant l'occlusion épithéliale de l'œsophage chez l'embryon des Vertébrés autres que les Mammifères, ainsi que la cloison pharyngo-œsophagienne chez les Ophidiens.

Balfour. — Traité d'embryologie et d'organogénie, t. II, Paris, 1885.

Meuron (P. de). — Sur le développement de l'œsophage, *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, Paris, 1886, p. 1401.

Minot (Ch.-S.). — On the solid stage of the large intestine in the chick, *Journ. of Boston Soc. of med. Science*, vol. IV, 1900, p. 153.

Kreuter (E.). — Die angeborenen Verengerungen und Verschliessungen des Darmkanals, etc.), *Habilitationsschrift* in Erlangen, Leipzig, 1905.

Maurer (F.). — Die Entwickelung des Darmsystems, *Handbuch d. vergleich. u. experim. Entwickelungslehre d. Wirbelthiere*, Bd. II, p. 168, Iéna, 1906.

Thäter (K.). — Das Mundach der Schlangen und Schildkröten, *Morphol. Jahrbuch.*, Bd. XLI, p. 471, 1910.

Livini (F.). — Della secondaria, temporanea occlusione di un tratto della cavità del canale intestinale durante lo sviluppo embrionale, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXXV, p. 587, 1910.

Pensa (A.). — Osservazioni sullo sviluppo dell' esofago nell' uomo e in altri Vertebrati, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXXVI, p. 299, 1910.

Peyer (B.). — Die Entwicklung des Schädelskeletes von Vipera aspis, *Morphol. Jahrbuch.*, Bd. XLIV, p. 563, 1912.

Recherches sur l'ossification des Os des Membres chez l'homme

(*Avec 6 planches hors texte*)

Par le Dr A. PUYHAUBERT

MEMBRE INFÉRIEUR.

OSSIFICATION DES OS DU PIED.

Pour le pied nous avons eu des difficultés à établir avec précision l'évolution des points complémentaires des phalangines et phalangettes des doigts, au moins pour les premières années; les difficultés tiennent à la petitesse de ces segments et à leur position en flexion les uns sur les autres, ce qui rend la plupart des radiographies de pied inutilisables pour l'étude de ces segments. Seule la phalangette du pouce peut être étudiée avec facilité. Malgré tout, nous donnerons ci-dessous les faits que nous avons pu réunir et qui nous ont paru, quoique leur précision ne soit pas aussi grande que celle des faits se rapportant aux segments homologues de la main, suffisamment établis pour pouvoir être pris en considération.

Etat de l'ossification des segments du pied à la naissance. — Quand on examine radiographiquement le squelette du pied d'un enfant nouveau-né, on constate les faits suivants.

Les points diaphysaires des phalangettes existent tous, mais sont très peu développés et à peine visibles, sous la forme d'un grain de substance osseuse à peu près sphérique ou un peu allongé;

Les *points diaphysaires des phalangines* existent également tous (le pouce étant mis à part pour le moment). Ils sont un peu plus

volumineux que ceux des phalangettes et ont une forme légèrement allongée ou ovalaire (fig. 26), avec une grosse base supérieure et une petite base effilée en cône tournée vers le centre d'ossification diaphysaire de la phalangette.

Les *points diaphysaires des phalanges* ont un volume bien plus grand que ceux des phalangines (plus du double), avec deux extrémités renflées, mais dont l'une, l'inférieure, est arrondie, et dont l'autre, la supérieure, est très large et paraît avoir sa base de substance osseuse coupée à angle droit. Entre ces parties renflées existe une portion rétrécie dessinée surtout sur la phalange du deuxième doigt, dont le point diaphysaire est un peu plus développé en longueur que celui des autres doigts.

Les *points diaphysaires des métatarsiens* présentent un développement très grand ; leur longueur est double de celle des phalanges; ils ont sensiblement, du deuxième au cinquième, la même longueur et la même forme, avec un léger renflement aux deux extrémités. Le cinquième est un peu plus épais que les trois précédents; leur extrémité inférieure est coupée à angle droit; leur extrémité supérieure l'est également surtout pour le cinquième; le deuxième a cette extrémité supérieure légèrement arrondie; les points diaphysaires métatarsiens sont plus grêles, mais plus longs que ceux des phalanges; leur partie médiane est, proportionnellement aux volumes réciproques des extrémités de ces points, moins rétrécie pour les métacarpiens que pour les phalanges.

Les ébauches cartilagineuses du tarse présentent constamment à la naissance deux centres d'ossification qui se sont développés à peu près symétriquement pendant les derniers mois de la vie intra-utérine; ce sont les *centres d'ossification de l'astragale et du calcanéum*. Ils forment déjà deux noyaux de substance osseuse assez volumineux, ovalaires tous les deux, à grand axe dirigé d'arrière en avant pour le centre calcanéen, à grand axe dirigé d'arrière en avant et de dehors en dedans pour le centre de l'astragale. L'axe de ce dernier croise donc déjà celui du calcanéum, comme cela a lieu chez l'adulte quand l'ossification est terminée (fig. 26). Le volume du noyau d'ossification calcanéen est un peu supérieur au volume du noyau astragalien, sa forme est un peu plus allongée que

celle de ce dernier. Le diamètre antéro-postérieur du centre astragalien est de 8 mm. environ et celui du centre calcanéen de 10 mm. Leur diamètre transversal est sensiblement le même : 7 mm. environ.

Dans le reste du tarse cartilagineux, entre les bases des points d'ossification diaphysaire des métatarsiens et les points astragalien et calcanéen, on voit, dans la plupart des radiographies de pieds d'enfants nouveau-nés (fig. 26) et à terme, un noyau de substance osseuse développé à égale distance de l'extrémité inférieure du centre calcanéen et de la base des points diaphysaires des troisième et quatrième métatarsiens. Il s'agit là du centre d'*ossification du cuboïde* dont l'ossification, dans la plupart des cas, a débuté pendant le dernier mois de la vie intra-utérine.

Il se trouve situé exactement sur le prolongement du grand axe du centre calcanéen en avant, et sur une ligne qui, continuant cet axe, viendrait passer entre les extrémités postérieures des centres d'ossification diaphysaires des troisième et quatrième métatarsien.

Tel est l'état de l'ossification des divers segments osseux du pied à la naissance. Il est sensiblement invariable sur tous les pieds, excepté en ce qui concerne le cuboïde, dont l'ossification débute tantôt avant, tantôt après la naissance.

Il existe donc encore à ce moment plusieurs zones entièrement cartilagineuses dont deux sont très étendues. Elles correspondent l'une à la tête des métatarsiens et à la base des phalanges, l'autre, plus large, à tout le segment antérieur et moyen du tarse (fig. 26, 27).

I. — Ossification des orteils.

Pendant la première année nous n'avons jamais observé l'apparition des points complémentaires des phalanges, phalangines ou phalangettes des orteils.

Sur sept radiographies d'enfants ayant de seize à vingt mois nous avons noté, dans un seul cas, l'apparition des points d'ossification épiphysaires des phalangines du troisième et quatrième doigt. Mais il s'agissait là certainement d'une anomalie, car dans la suite nous

allons voir que, pour le pied comme pour la main, l'apparition des centres d'ossification épiphysaires des phalanges précède celui des phalangines.

Il est donc exceptionnel de voir apparaître ces points épiphysaires pendant la seconde année ; mais, pendant cette seconde année, les points principaux, apparus pendant la vie intra-utérine, subissent des modifications de forme importantes (fig. 27). La base des points diaphysaires des phalanges s'élargit, leur tête s'arrondit. Les points diaphysaires des phalangettes ont toujours leur forme sphérique et sont encore minuscules ; ceux des phalangines se sont épaissis, et prennent la forme conique, surtout dans les cas (comme pour le troisième orteil, dans la figure 27) où ils sont soudés au point diaphysaire de la phalange correspondante.

Pendant la troisième année nous avons constaté, dans la plupart des cas, l'apparition de ces points épiphysaires des segments des orteils.

C'est ainsi que, sur quatre enfants âgés de deux ans à deux ans et demi, nous retrouvons deux fois les centres épiphysaires des phalanges des quatre derniers orteils (voir plus loin pour le premiers orteil). Le point épiphysaire de la phalangine du cinquième orteil n'existait que dans un de ces deux cas.

Sur quatre clichés de pieds d'enfants âgés de deux ans et demi à trois ans, nous avons relevé les points épiphysaires des phalanges dans trois cas. Mais dans deux de ces cas il manque le point épiphysaire de la phalange du cinquième orteil. Les points épiphysaires des phalangines n'existaient sur ces clichés que dans deux cas. Dans un, les quatre points épiphysaires étaient apparus ; dans un autre, l'ossification n'avait pas encore commencé au niveau de l'épiphyse de la phalangine du cinquième orteil.

Pendant la seconde moitié de la troisième année, l'ossification débute donc dans les épiphyses des phalanges des orteils, avec un léger retard pour la phalange du cinquième orteil ; de même elle commence, dans la moitié des cas environ, dans l'épiphyse des phalangines, avec un retard pour la phalangine du cinquième orteil.

Nous n'avons pu noter l'existence des points épiphysaires des phalangettes dans les clichés se rapportant à des enfants de deux à trois ans.

Pendant la quatrième année, les points épiphysaires des phalanges et phalangines des orteils sont constamment développés : c'est ainsi que sur trois pieds d'enfants âgés de trois ans à trois ans et demi nous les retrouvons tous, excepté celui de la phalangine du cinquième orteil qui manque dans un cas. Il en est de même sur les clichés d'enfants plus âgés.

Les points épiphysaires des phalanges et phalangines débutent sous la forme d'une mince lame de substance osseuse ayant la forme d'un disque. Cette lame augmente assez rapidement de surface en élargissant son rayon, mais elle reste pour les phalanges toujours assez mince, comme le montre la figure 30 (enfant de six ans). Pour les phalangines il semble que dès le début le centre d'ossification soit plus épais et, autant qu'on peut s'en rendre compte, présente la forme d'une lentille biconvexe. Dans pas mal de cas ce point épiphysaire des phalangines paraît se confondre prématurément avec la base du point diaphysaire, ou même manquer. C'est du reste à cause de la difficulté d'interpréter plusieurs clichés à ce sujet, et également au sujet des faits de soudure phalango-phalanginienne, que nous avons dû renoncer à ne pas faire ici l'exposé de plus nombreux examens.

Quant à l'ossification des phalangettes des quatre derniers orteils, nous ne voulons, pour les motifs ci-dessus, donner de conclusions, ni énumérer de faits. C'est là un travail à reprendre.

Il nous a néanmoins semblé que l'apparition des points épiphysaires des phalangettes était postérieure, comme date, à l'apparition de ceux des phalangines; qu'elles présentaient dans la majorité des cas un point épiphysaire qui, par son développement, l'emportait rapidement sur le point diaphysaire; que fréquemment il y avait des troubles dans l'ossification normale de ces segments, troubles qui se manifestaient par des absences de points d'ossification ou des soudures prématurées.

II. — Ossification des métatarsiens.

Les métatarsiens, comme les métacarpiens, présentent (le premier étant toujours mis à part) un point d'ossification complémen-

taire au niveau de leur extrémité inférieure. Nous avons dit, ci-dessus, qu'à la naissance ils présentaient un point diaphysaire dont l'extrémité inférieure semblait taillée à angle droit. Si on suit sur une série d'examens radiographiques, pendant la première et la deuxième année de la vie, l'évolution de l'ossification dans cette extrémité du point diaphysaire, on remarque que, l'os se formant surtout par ossification périphérique, l'extrémité diaphysaire inférieure prend la forme d'une cupule qui s'agrandit dans les années suivantes pour recevoir le noyau osseux épiphysaire qui plus tard se soudera à la diaphyse.

Ces centres d'ossification épiphysaire n'apparaissent que rarement avant la fin de la quatrième année. Nous ne les avons notés avant trois ans et demi que dans un cas sur quatre pieds examinés. Il manquait dans ce cas le point épiphysaire du cinquième métatarsien.

Sur trois pieds d'enfants âgés de quatre ans nous les avons trouvés apparus dans les trois cas au niveau de l'extrémité inférieure des deuxième, troisième et quatrième métatarsiens. Le point épiphysaire du cinquième n'existait que dans un cas.

A quatre ans et demi on observe encore l'absence fréquente du point épiphysaire du cinquième (deux fois absent sur trois radiographies), alors que les points épiphysaires des autres sont constamment apparus, et dans plusieurs cas assez développés.

A partir de l'âge de cinq ans, l'ossification paraît constamment amorcée dans les épiphyses de tous les métatarsiens. Le cinquième a son point épiphysaire apparu dans cinq clichés examinés, et cette constante apparition se retrouve dans dix radiographies d'enfants âgés de cinq à six ans.

Ici comme pour les métacarpiens, le premier étant mis à part, l'ossification épiphysaire paraît débuter au niveau des métatarsiens du deuxième et troisième rayon; de là vient la prédominance de volume que l'on observe au niveau du deuxième. D'une façon générale on peut dire que, pendant les trois premières années d'évolution des points épiphysaires des métatarsiens, l'ossification est plus avancée pour le second que pour le troisième, et pour le troisième que pour le quatrième. L'ossification est même

spécialement retardée, comme nous le montrent les faits exposés ci-dessus, pour le point épiphysaire du cinquième métatarsien, qui n'apparaît qu'une année environ après les autres.

Ces points épiphysaires se développent assez rapidement et atteignent déjà, vers l'âge de six ans et demi (fig. 30), les dimensions en largeur de l'extrémité correspondante de la diaphyse. Celle-ci se creuse, comme nous l'avons dit, pour loger une partie du point épiphysaire, et de ce fait le centre d'ossification diaphysaire des métatarsiens intervient dans la formation de la tête métatarsienne adulte.

Pendant que se font ces diverses modifications dans la moitié inférieure du squelette cartilagineux métatarsien, dans leur moitié supérieure se poursuit l'ossification diaphysaire; cette extrémité du centre diaphysaire s'arrondit d'abord au niveau des deuxième et troisième métatarsiens, puis au niveau des deux derniers. Cette extrémité se renfle en même temps dans le sens transversal et dans le sens vertical (dorsoplantaire), pour arriver vers l'âge de six à sept ans (fig. 30) à peu près à la forme définitive de la base des métatarsiens adultes.

Dans un certain nombre de radiographies, on observe un étranglement au niveau de la portion renflée de la base, qui en imposerait pour un point d'*ossification épiphysaire supérieur*; il est relié au point diaphysaire par continuité de tissu osseux. Dans quelques cas, il existe de vrais centres d'ossification épiphysaires supérieurs des métatarsiens, nettement isolés du point diaphysaire.

Au niveau de la *base du cinquième métatarsien*, il existe parfois un point d'ossification complémentaire, situé en dehors et un peu en dessous de cette base. Nous l'avons noté déjà à partir de l'âge de neuf ans et demi sur un pied, mais il ne présente guère de régularité avant la douzième année. Nous l'avons trouvé très net dans sept cas sur dix-sept examens radiographiques de douze à quinze ans, et il est probable qu'il doit être constant à partir de cet âge, mais ne se révèle pas sur tous les clichés, par suite d'une position peu propice du pied au moment de l'opération radiographique.

Il consiste en une lame de substance osseuse qui est appliquée

contre la face externe de la base du cinquième métatarsien, qu'elle prolonge en haut vers le cuboïde. Sur la plupart des pieds d'enfants de douze à quinze ans, cette lame avait environ 10 à 12 mm. de longueur et 1 mm. d'épaisseur.

III. — Ossification du premier orteil.

Le premier orteil présente, tout comme le pouce, des particularités qui nous le font envisager à part. Il est naturel de faire dans un même chapitre l'étude de l'ossification de ses segments et celle de l'ossification du premier métatarsien, vu les controverses suscitées par le fait que cet orteil ne possède que deux segments.

Chez le nouveau-né et pendant les deux premières années, quand on examine les deux segments du gros orteil, on constate qu'ils présentent deux points d'ossification diaphysaire volumineux en comparaison des points diaphysaires des segments des autres orteils. La partie ossifiée de l'ébauche cartilagineuse de la première phalange est volumineuse (fig. 26); son diamètre transversal est aussi volumineux que son diamètre longitudinal. Elle n'a pas la forme d'une phalange ordinaire des autres orteils; elle est beaucoup moins allongée, beaucoup plus épaisse. Elle ne présente que deux caractères de ressemblance avec les phalanges des autres orteils. Ce sont : la forme arrondie de son extrémité inférieure, la forme carrée de son extrémité supérieure. La partie moyenne de ce segment n'est pas rétrécie, comme cela a lieu pour les autres phalanges.

La seconde phalange du premier orteil ne ressemble pas parfaitement non plus aux phalangines ni aux phalangettes des orteils voisins. Elle en diffère non seulement par son volume bien plus considérable, mais aussi par sa forme; elle se présente sous l'aspect d'une masse osseuse conique à base très élargie; elle est très comparable comme forme à la masse osseuse résultant de la soudure des points diaphysaires de la phalangine et de la phalangette d'un orteil (le troisième orteil présente dans la figure 27 cette particularité).

Il existe entre les points diaphysaires de la première et de la deuxième phalange du pouce une zone claire, par conséquent encore occupée par du cartilage, plus considérable que la même zone au niveau des autres orteils.

Le premier métatarsien ne présente lui-même que peu de ressemblances avec les métatarsiens voisins. Son point diaphysaire forme une masse allongée, avec deux extrémités, dont l'une, l'inférieure, est arrondie comme celle des phalanges, dont l'autre, la supérieure, est au contraire taillée à angle droit. Il existe entre ces deux extrémités une partie moyenne rétrécie; l'extrémité inférieure, contrairement à ce qui se passe pour les phalanges, est aussi volumineuse que l'extrémité supérieure.

Si on examine des pieds d'enfants plus âgés, on constate : l'allongement diaphysaire des points des trois segments, si bien que vers l'âge de six à sept ans (fig. 30) la première phalange du pouce, tout en gardant des dimensions beaucoup plus grandes, a pris la forme des phalanges des autres orteils; sa base s'est élargie, sa partie moyenne s'est rétrécie. La phalangette a elle aussi pris une forme un peu différente de sa forme de début, avec une partie rétrécie séparant son extrémité inférieure arrondie de sa base très élargie.

Les points épiphysaires des segments du gros orteil ne nous ont pas paru se développer avant la troisième année. De deux ans à deux ans et demi nous avons noté la présence du point épiphysaire de la première phalange du pouce une fois sur trois. Sur trois radiographies de pieds d'enfants âgés de deux ans et demi à trois ans, les points épiphysaires de la première et de la deuxième phalange du premier orteil sont apparus dans les trois cas. Sur les pieds d'enfants âgés de plus de trois ans, tous ces points épiphysaires sont constants.

Le début de l'ossification se fait sous forme d'une lamelle osseuse pour la première phalange du pouce comme pour les phalanges des autres orteils. Tout en gardant sa forme, cette lame s'épaissit plus que celle des phalanges voisines; ceci paraît tenir à ses dimensions plus grandes. Elle présente la forme d'une lentille concave par sa face métatarsienne, convexe par sa face phalangienne.

Pour la deuxième phalange, le point d'ossification épiphysaire a au début la forme d'une lentille biconvexe. Il est dès le début très volumineux, et comparable au point épiphysaire volumineux que nous avons décrit aux phalangettes des autres orteils. Ce point garde sa forme biconvexe pendant un an environ après son apparition et par son volume contraste avec le volume du point diaphysaire. Il s'aplatit ensuite par ossification plus rapide de sa périphérie que de son centre, mais conserve toujours une certaine convexité.

Le point épiphysaire du métatarsien du premier orteil apparaît pendant la quatrième année. Il se développe comme pour le premier métacarpien au niveau de son extrémité supérieure. Nous le retrouvons récemment apparu dans deux cas sur trois pieds d'enfants âgés de trois ans à trois ans et demi. De trois ans et demi à quatre ans nous le trouvons encore non visible une fois sur quatre radiographies. A partir de l'âge de quatre ans nous le retrouvons constamment. Sphérique au début de son apparition, il ne tarde pas à prendre la forme d'une lentille biconvexe. A partir de l'âge de cinq ans, il est déjà très volumineux et très épais.

Le point diaphysaire du premier métatarsien donne donc, contrairement à ce qui se passe pour les autres métatarsiens, l'ossification de la tête du métatarsien adulte. Il n'existe pas, dans l'ossification de cette tête du premier métatarsien, de caractères ancestraux aussi nets que pour l'ossification de la tête du premier métacarpien. Il est rare pour le pied de trouver des vestiges d'un centre d'ossification épiphysaire de l'extrémité inférieure de cet os.

Ossification des sésamoïdes du premier orteil. — A l'ossification des segments du pouce, il faut rattacher celle des *sésamoïdes* qui l'avoisinent. Sur quatre radiographies de pieds d'enfants âgés de huit à neuf ans nous les trouvons ossifiés une seule fois. De neuf à dix ans nous avons les deux sésamoïdes ossifiés deux fois sur quatre clichés et de dix à onze ans trois fois sur trois clichés.

De l'exposé ci-dessus nous pouvons donc conclure qu'il s'est passé dans l'ossification du premier orteil et de son métatarsien des bouleversements assez considérables, qui font qu'il n'y a pas une analogie parfaite entre son ossification et celle des autres

orteils, mais que d'autre part il y a une certaine analogie avec ce qui se passe pour le pouce.

IV. — Ossification des os du tarse.

Chez le nouveau-né dans le tarse cartilagineux existent constamment deux centres où l'ossification a déjà commencé à se faire pendant la vie intra-utérine ce sont les centres astragalien et calcanéen. Tous les autres points principaux ou complémentaires des os du tarse apparaissent après la naissance, ou vers cette époque (cuboïde).

Astragale. — Le point d'ossification de l'astragale chez l'enfant âgé de moins de un mois est constitué par une masse osseuse allongée d'arrière en avant et de dehors en dedans, ayant 8 à 10 mm. dans son grand axe et 6 à 7 mm. dans son axe vertical et autant dans son axe transversal. Il augmente graduellement de volume en conservant toujours des dimensions un peu moindres que celles du centre d'ossification du calcanéum. Déjà dès la seconde moitié de la première année on peut voir sur certaines radiographies que la partie médiane du noyau se rétrécit. Il se forme ainsi une véritable échancrure de la face inférieure de la masse osseuse, visible surtout à partir de la troisième année sur des radiographies du pied prises de profil. A mesure que se poursuit l'ossification, l'échancrure s'accuse davantage, et par la présence d'une échancrure semblable sur la face supérieure du calcanéum arrive à se constituer un véritable canal facilement décelable, mais grossièrement dessiné, entre ces deux centres d'ossification, vers l'âge de six à sept ans.

La partie postérieure du noyau astragalien prend dès la troisième année une prédominance manifeste sur la partie antérieure. Vue de profil, cette moitié postérieure présente une partie supérieure qui prend une forme boursouflée, arrondie, dessinant déjà la forme ultérieure de la poulie astragalienne et une partie inférieure qui présente un angle postérieur et une légère saillie osseuse voisine de la partie rétrécie.

La partie antérieure du noyau astragalien présente toujours une forme arrondie. Elle est séparée de la partie postérieure par le col.

Tous ces caractères s'accusent davantage dans les années qui suivent et à partir de l'âge de huit ans l'ossification est telle qu'on peut distinguer très nettement sur les radiographies de profil toutes les saillies de l'os adulte. Le col est très nettement visible à cet âge-là, avec sa gouttière supérieure et sa gouttière inférieure. La face externe du noyau montre nettement la présence de la saillie osseuse que présente l'astragale à ce niveau, et qui constituera l'apophyse externe.

Nous n'avons pu par la radiographie nous rendre compte de la présence de l'os trigone, ou de l'apophyse astragalienne qui serait son équivalent.

L'ossification de l'astragale se fait donc par un point unique, et évolue avec rapidité.

Calcanéum. — Le calcanéum est le seul des os du tarse qui se développe par deux points d'ossification, un principal et un complémentaire.

Le *point principal*, apparu pendant les derniers mois de la vie intra-utérine, est sphérique encore à la naissance. Le noyau de substance osseuse s'allonge dans le sens antéropostérieur à partir des premiers mois de la vie. Vers la seconde moitié de la deuxième année il présente déjà au niveau de sa face supérieure une échancrure qui s'accuse pendant les années suivantes, et qui, située en regard de l'échancrure de la face inférieure du noyau astragalien, va constituer avec cette dernière le sinus du tarse. Comme pour le noyau astragalien la partie postérieure du centre d'ossification est plus volumineuse que sa partie antérieure. A l'âge de deux ans on voit déjà se dessiner sur la face inférieure un relief osseux qui est l'amorce de la tubérosité postérieure, et sur la partie antérieure de la même face un autre relief qui en se développant donnera la tubérosité antérieure.

La petite apophyse du calcanéum commence à être visible sur des radiographies de face du cou-de-pied vers la sixième année, mais elle doit apparaître plutôt par ossification de la face interne du noyau principal; nous n'avons pu voir sur nos radiographies de

point d'ossification isolé pour cette apophyse. mais il est vrai de dire que sa situation rend l'étude radiographique de son développement très difficile.

Le *point épiphysaire* du calcanéum ne fait son apparition qu'à partir de l'âge de six ans, nous ne l'avons trouvé apparu qu'une fois sur dix calcanéums d'enfants de cinq à six ans. De six à sept ans la radiographie nous l'a montré apparu quatre fois sur neuf calcanéums. Au cours de la huitième année il existait trois fois sur cinq. Enfin, à la fin de la neuvième année, il nous a paru constamment développé.

Il existe pour ce point épiphysaire comme pour tous les autres des variations assez grandes (trois ans environ) pour sa date d'apparition. C'est ainsi que sur des radiographies de calcanéums d'enfants du même âge on verra un point épiphysaire ayant déjà un ou même 2 cm. de haut à côté d'un autre à peine apparu.

Ce point épiphysaire, très bien étudié par M. le Prof. Princeteau, se développe dans la plupart des cas sous la forme d'un disque osseux présentant une face concave en rapport avec la face postérieure du point principal, et une face convexe tournée vers l'insertion du tendon d'Achille. Ce disque osseux est plus épais à son centre qu'à sa périphérie et l'ossification se poursuit surtout sur sa périphérie et surtout vers sa partie supérieure.

Dans d'autres cas, l'ossification débute par une série de grains de substance osseuse qui se fusionnent assez rapidement soit en un seul point, soit en un ou plusieurs points, étagés à la périphérie d'un point prédominant qui est soit médian, soit inférieur.

Il y a un fait à noter au point de vue du siège des points principaux de l'astragale et du calcanéum. C'est qu'ils se développent à la partie médiane des cartilages de ces segments, de façon à donner un noyau se développant à la fois en arrière et en avant et donnant aussi les deux extrémités de ces os.

Cuboïde. — A la naissance le point d'ossification du cuboïde est déjà apparu dans deux tarses sur trois et à l'âge de six mois nous le trouvons sur les trois pieds examinés. Dans un de ces derniers cas il est apparu récemment, comme en témoigne son faible volume, mais dans les deux autres il est déjà du volume d'une lentille, ce

qui indique que sa date d'apparition remonte à une époque voisine de la naissance. Nous le trouvons ensuite constamment apparu sur deux clichés d'enfants, âgés de huit mois, et sur quatre clichés d'enfants âgés de dix à douze mois.

Au début de l'ossification se produit un point osseux unique, sphérique, situé dans la direction du grand axe du calcanéum sur une ligne qui prolongerait en avant cet axe et passerait entre la base des troisième et quatrième métatarsiens. Il est situé à égale distance de l'extrémité antérieure du centre d'ossification astragalien, et de l'extrémité postérieure du centre d'ossification diaphysaire des métatarsiens. Il se développe par ossification régulièrement concentrique et conserve sa sphéricité pendant les deux premières années.

Vers l'âge de trois ans ce noyau osseux commence à prendre une forme cuboïdale, les angles sont plus accusés au niveau de sa partie postérieure en regard du noyau calcanéen. Vers l'âge de six ans et demi (fig. 30) il a à peu près sa forme définitive. Son apophyse pyramidale est déjà très bien dessinée, mais nous n'avons pu trouver dans nos examens radiographiques de points d'ossification supplémentaires, pour le cuboïdes secundarium de Pfitzner, à moins que un des deux points d'ossification du scaphoïde, quand ce dernier os s'ossifie par deux points, ne représente cette formation dans les cas où elle serait soudée non au cuboïde, mais au scaphoïde.

Troisième cunéiforme. — A l'exemple de la plupart des anatomistes modernes, nous désignons sous le nom de troisième cunéiforme le plus externe des trois et sous le nom de premier cunéiforme le grand cunéiforme.

Son ossification commence avant celle des deux autres cunéiformes. Un point est déjà visible sur une radiographie d'un pied d'enfant âgé de huit mois (fig. 27), et sur quatre pieds d'enfants âgés de douze mois nous trouvons ce point apparu trois fois. Dans aucun cas il n'est encore très développé. Cette ossification semble débuter très régulièrement vers cette époque, car sur sept radiographies d'enfants âgés de seize à vingt mois, ce centre d'ossification existe constamment (fig. 28), ainsi que sur quatre pieds d'enfants âgés de deux ans.

Sphérique au début, ce noyau est situé en dedans du centre du cuboïde sur la ligne qui prolonge en arrière l'axe du deuxième espace intermétatarsien. Il est placé un peu en avant du point d'ossification du cuboïde. Grâce à l'obliquité que prennent la face interne du point cuboïdien et la face externe du point du troisième cunéiforme, leurs deux images arrivent rapidement à se superposer. L'ossification se poursuit du reste rapidement dans tous les os du tarse et le deuxième cunéiforme, comme le cuboïde, a déjà sa forme à peu près définitive à partir de l'âge de six à sept ans.

Premier cunéiforme. — Le premier ou grand cunéiforme commence à s'ossifier dans la seconde moitié de la deuxième année. Sur sept pieds d'enfants âgés de seize à vingt mois, nous n'avons trouvé, son centre d'ossification apparu que deux fois. Sur quatre pieds d'enfants âgés de deux ans à deux ans et quatre mois, son centre existait quatre fois.

Comme pour le troisième, son centre est représenté au début par un noyau sphérique de substance osseuse. Ce noyau prend une forme allongée dès sa deuxième année d'existence, et présente vers l'âge de trois ans et demi une prédominance d'ossification vers son extrémité postérieure. Son centre apparaît à peu près sur la même ligne transversale que celui du troisième cunéiforme.

Deuxième cunéiforme. — Il est le dernier à s'ossifier. Nous n'avons pas vu son centre apparaître avant l'âge de deux ans à deux ans et demi. De deux ans à deux ans et demi nous l'avons trouvé deux fois sur quatre radiographies de pieds. De deux ans et demi à trois ans nous l'avons trouvé quatre fois sur quatre radiographies et de trois ans à trois ans et demi cinq fois sur cinq.

Apparaissant plus tard que celui des deux autres cunéiformes, ce centre se trouve placé entre les deux précédents qui sont plus développés que lui. Il conservera du reste des dimensions moindres dans tous ses diamètres. Il se trouve situé sur la ligne qui prolonge en arrière l'axe du premier espace interosseux.

Scaphoïde. — Dans le tarse comme dans le carpe, le scaphoïde est une pièce cartilagineuse où l'ossification se fait tardivement. Nous l'avons trouvée commencée une fois sur quatre de deux ans et demi à trois ans. Sur cinq pieds d'enfants âgés de trois ans à

trois ans et demi, ce centre existait cinq fois, mais était d'apparition très récente dans deux cas.

Dans tous ces cas le point d'ossification était toujours unique et se trouvait situé sur une ligne qui prolongeait en arrière les axes du deuxième métatarsien et du deuxième cunéiforme.

En examinant des pieds d'enfants plus âgés nous avons remarqué les faits suivants :

Sur trois pieds d'enfants âgés de quatre ans à quatre ans et demi, le scaphoïde présente toujours son point d'ossification principal externe qui a pris une forme de croissant transversal, mais dans un cas il existe, en outre, un point d'ossification nouveau, situé en dedans du précédent, sur la ligne qui prolonge en arrière l'axe du premier cunéiforme.

Sur cinq pieds d'enfants âgés de cinq ans à cinq ans et demi, nous retrouvons deux fois ce point d'ossification interne, toujours à peine développé à côté de l'externe. Sur trois pieds il n'existe pas.

Sur dix pieds d'enfants âgés de cinq à six ans nous trouvons neuf fois un noyau unique ayant maintenant la forme d'un croissant transverval de 1 cm. à 12 mm. de largeur et 3 à 5 mm. d'épaisseur. Dans un seul cas nous retrouvons encore deux points d'ossification, le noyau interne n'étant pas encore complètement soudé à l'externe.

A partir de l'âge de six ans nous avons toujours trouvé un point unique qui, il est vrai de le dire, présente déjà une ossification très avancée et a la forme de l'os adulte.

Nous résumons dans le tableau ci-dessous le résultat de nos recherches sur l'ossification des os du pied.

	Orteils.	Époque d'apparition des points épiphysaires :
1er orteil	Phalange	2 ans à 3 ans.
	Phalangette	2 — à 3 —
2e orteil	Phalanges	2 ans à 3 ans.
3e —	Phalangines	2 — à 3 — 1/2.
4e —	Phalangettes	2 — à 3 — 1/2 (?)
5e orteil	Phalanges	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
	Phalangines	2 — 1/2 à 4 — (?)
	Phalangettes	
Sésamoïdes du 1er orteil		9 ans à 12 ans.

	Métatarsiens.	Époque d'apparition des points épiphysaires : —
1er métatarsien.	Point épiphysaire supérieur..	3 ans à 4 ans.
2e —	Point épiphysaire inférieur..	3 — 1/2 à 4 ans 1/2.
3e —	— — ..	3 — 1/2 à 4 — 1/2.
4e —	— — ..	3 — 1/2 à 4 — 1/2.
5e —	— — ..	4 — à 5 ans.
	Point de la base............	9 — à 16 —

Tarse.

Astragale..	....	avant la naissance.
Calcanéum.....	Point principal.............	avant la naissance.
	Point épiphysaire...........	6 à 9 ans.
Cuboïde	....	8e mois intra-utérin à 6e mois de la vie.
3e cunéiforme	....	6 mois à 1 an 1/2.
1er —	....	1 an 1/2 à 2 ans 1/2.
2e —	....	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
Scaphoïde......	Point externe..............	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
	Point interne...............	4 — à 5 ans 1/2.

V. — Ossification des os de la jambe.

Tibia.

État de l'ossification à la naissance. — L'ossification du tibia à la naissance est représentée par un point diaphysaire qui occupe déjà les huit dixièmes de la longueur de l'ébauche cartilagineuse de cet os. Ce point présente un renflement à chaque extrémité; au niveau de l'extrémité inférieure la partie ossifiée paraît se terminer par un plan nettement perpendiculaire à la direction de l'os. Les deux points diaphysaires du péroné et du tibia ont la même extension au niveau de leurs extrémités inférieure (fig. 24) et supérieure (fig. 31), c'est-à-dire que les limites de leurs points diaphysaires se trouvent sur un même plan.

L'extrémité supérieure du point diaphysaire du tibia présente déjà, à la naissance, un bec osseux regardant en arrière et en dedans. Ce bec osseux est très accusé et bien visible sur la figure 31.

Sa présence est due à un renflement considérable de l'extrémité supérieure du point diaphysaire. Le plan supérieur de l'extrémité supérieure de ce point est constitué par une surface osseuse convexe dans tous les sens, opposée, à travers l'articulation du genou et les cartilages articulaires, à une surface osseuse semblable formée par l'extrémité inférieure du point diaphysaire du fémur. Il existe une différence très nette entre l'élargissement que l'on observe au niveau de l'extrémité inférieure du point diaphysaire fémoral et au niveau de l'extrémité supérieure du point diaphysaire tibial ; dans le premier cas, cet élargissement est uniquement transversal et nullement antéro-postérieur, comme on peut le voir sur les figures 31 et 32. Au contraire, dans le second cas, l'élargissement se fait dans le sens transversal, mais surtout en dedans de l'axe du tibia, et dans le sens antéro-postérieur, dans la partie postérieure seulement. Dans la partie antérieure au contraire (fig. 32) de l'extrémité supérieure du point diaphysaire tibial l'ossification se fait avec plus de lenteur; et grâce à ce processus on peut dire que, dès la première année de la vie, l'ossification diaphysaire du tibia dessine déjà bien la forme ultérieure de l'extrémité supérieure avec son bec postérieur et son échancrure antérieure.

Points épiphysai es du tibia. — A la naissance nous n'avons pas trouvé le *point épiphysaire inférieur* apparu dans les cinq cas que nous avons examinés.

A l'âge de six mois nous le retrouvons une fois sur 3 radiographies, et il est dans ce cas tout récemment apparu et à peine visible. Sur deux pieds d'enfants âgés de huit mois et onze mois, il existe, mais il a encore dans les deux cas de petites dimensions. Sur 2 radiographies de cou-de-pied d'enfants âgés de douze mois il existe, une fois ayant déjà 4 à 5 mm. dans son grand diamètre, et l'autre fois à peine apparu.

Sur 7 radiographies d'enfants âgés de seize à vingt mois ce point épiphysaire existe constamment avec des dimensions variables; dans la plupart des cas il a déjà 3 à 4 mm. dans son axe transversal et 2 mm. d'épaisseur.

Il apparaît toujours sous la forme d'une traînée osseuse qui, sur les radiographies prises dans le plan frontal, donne l'image d'une

lentille biconvexe. Ce point s'étend rapidement et trois ans après son apparition il atteint déjà toute la largeur de l'extrémité de la diaphyse. A partir de l'âge de cinq ans il s'aplatit de façon à présenter un disque de substance osseuse dont le bord interne s'épaissit et pousse un prolongement osseux qui va donner la malléole interne. Ce prolongement est une lame osseuse antéro-postérieure qui est donnée par la partie interne du point épiphysaire inférieur.

La zone cartilagineuse qui sépare le point épiphysaire de l'extrémité inférieure du point diaphysaire se rétrécit très rapidement, et vers l'âge de neuf à dix ans elle est à peine visible.

Le *point épiphysaire supérieur* du tibia apparaît vers l'époque de la naissance. Nous l'avons trouvé apparu une fois sur trois radiographies de genoux d'enfants nouveau-nés; à cinq mois nous le retrouvons deux fois sur 2 genoux et ensuite nous le retrouvons constamment apparu sur des clichés d'enfants plus âgés.

Apparu au début sous la forme d'une petite masse osseuse sphérique éloignée de l'extrémité supérieure du point diaphysaire de 8 mm. environ, il est situé sensiblement à la même distance du point épiphysaire inférieur du fémur.

Le point épiphysaire inférieur du fémur et le point épiphysaire supérieur du tibia sont situés sur une ligne qui se confond avec l'axe du tibia et avec celui du fémur.

L'ossification qui se fait autour de ce centre lui donne bientôt la forme d'une lentille convexe du côté fémoral et légèrement concave du côté tibial. Le bec tibial que nous avons signalé plus haut déborde largement le noyau d'ossification en dedans et en arrière.

Vers la deuxième année, commence déjà à apparaître, au niveau de sa face supérieure, une petite élevure osseuse qui se développe ensuite très rapidement et donne déjà à quatre ans l'image très nette de *l'épine du tibia.*

A cet âge, le point épiphysaire n'est point aussi étendu en surface que l'extrémité supérieure du point diaphysaire. La zone de cartilage qui les sépare est minime, si bien que les deux points paraissent en contact. Par contre, à la périphérie du point épiphysaire il y a encore une zone de cartilage très épaisse.

A partir de l'âge de cinq à six ans, le point épiphysaire

présente une épaisseur de 1 cm. environ. En avant il atteint le plan d'ossification de la diaphyse, mais en arrière le bec diaphysaire le dépasse encore de 3 à 4 mm. Ce n'est que vers l'âge de huit à neuf ans que les dimensions transversales et antéro-postérieures des deux points sont sensiblement les mêmes; à partir de cet âge-là il n'existe plus guère de différences de forme entre l'épiphyse jeune et l'épiphyse adulte, à part la présence du cartilage de conjugaison.

Nous n'avons pu nous faire de l'ossification de la tubérosité antérieure une idée assez nette pour que nous publiions actuellement nos recherches à ce sujet.

Péroné.

Nous avons vu que son point d'ossification diaphysaire évoluait encore à la naissance, parallèlement à celui du tibia. Dès la première année (fig. 32) le point diaphysaire du tibia dépasse un peu par son extrémité supérieure celui du péroné, mais réciproquement vers l'âge de un an celui du péroné descend légèrement plus bas que celui du tibia.

L'ossification de la diaphyse du péroné se fait très régulièrement sous la forme d'une tige osseuse légèrement renflée à ses deux extrémités.

Points épiphysaires. — Le péroné présente deux points épiphysaires, un pour chaque extrémité.

Le *point épiphysaire inférieur* apparaît plus tardivement que celui du tibia. Nous ne l'avons jamais retrouvé avant l'âge de quinze mois. Sur sept clichés d'enfants âgés de seize à vingt mois il était apparu quatre fois. Mais dans tous les cas à peine visible.

Nous le trouvons quatre fois sur quatre radiographies de jambes d'enfants âgés de deux ans à deux ans et demi, et ensuite constamment apparu chez quatre enfants âgés de deux ans et demi à trois ans.

Il débute comme le point d'ossification inférieur du tibia par une petite masse de substance osseuse qui prend bientôt la forme d'une

lentille biconvexe. Un an après son apparition, il se développe surtout en hauteur, contrairement à ce qui se passe pour le point tibial inférieur qui se développe en largeur.

Vers l'âge de sept à huit ans ce point épiphysaire mesure en hauteur environ trois fois la hauteur du point épiphysaire tibial, soit 10 à 12 mm. et 8 à 10 mm. de largeur (diamètre transversal). Il est séparé du point diaphysaire par une couche de cartilage qui est encore bien visible à l'âge de neuf à dix ans.

Le *point épiphysaire supérieur* se développe encore plus tardivement que l'inférieur. Nous le retrouvons apparu une fois sur quatre radiographies de jambes d'enfants âgés de trois ans et demi à quatre ans, mais d'apparition très récente vu sa petite taille. Nous ne le trouvons encore qu'une fois sur quatre clichés d'enfants âgés de quatre ans à quatre ans et demi.

A partir de cinq ans son apparition est plus fréquente, deux fois sur trois radiographies de jambes d'enfants âgés de cinq ans à cinq ans et demi; enfin nous le trouvons cinq fois sur cinq clichés se rapportant à des enfants âgés de six ans à six ans et demi.

Ce point présente donc une assez grande variabilité dans son apparition (de trois ans et demi à six ans et demi), à tel point que sur les cinq clichés d'enfants âgés de six ans à six ans et demi nous le trouvons dans deux cas ayant encore des dimensions qui dénotent un début d'ossification tout récent.

Il a la forme d'une lentille biconvexe dès son apparition, et garde cette forme pendant la première année. Ensuite il s'arrondit, mais reste très légèrement aplati dans le sens vertical pendant un an ou deux. Vers l'âge de neuf à dix ans, il se développe un peu plus en hauteur, mais garde, à cette époque de son évolution, une zone cartilagineuse assez nette qui le sépare du point diaphysaire.

Nous résumons dans le tableau ci-dessous ce qui a trait à l'époque d'apparition des points épiphysaires des os de la jambe.

Point épiphysaire		inférieur du tibia........	6 à 15 mois.
—	—	supérieur du tibia.......	1er mois de la vie.
—	—	inférieur du péroné.......	15 mois à 2 ans 1/2.
—	—	supérieur du péroné.....	3 ans 1/2 à 6 ans 1/2.

VI. — Ossification du fémur.

L'ossification du fémur a donné lieu à de très nombreux travaux, à cause surtout de l'importance qu'en médecine légale on a attribuée à l'ossification de l'épiphyse inférieure de cet os.

État de l'ossification à la naissance. — Quand on examine à l'aide de la radiographie le fémur de l'enfant nouveau-né, on constate que le point diaphysaire de cet os (fig. 31 et 34) présente deux élargissements à ses extrémités. L'élargissement osseux inférieur est plus accusé que le supérieur; il se fait uniquement dans le sens transversal (fig. 31, 33), et beaucoup plus du côté interne que du côté externe. Le plan osseux qui termine en bas le noyau diaphysaire est légèrement convexe dans tous les sens.

L'extrémité supérieure du point diaphysaire fémoral présente un renflement très différent de celui de l'extrémité inférieure (fig. 34). Ce renflement, de forme à peu près cylindrique, est légèrement incliné en dedans au niveau de sa partie supérieure et présente à sa base deux saillies, dont l'une, interne et postérieure, est nettement accusée, tandis que l'autre, située à la face externe du cylindre osseux, est formée uniquement du fait de l'inclinaison de l'extrémité du cylindre en dedans, autrement dit par le coude qui résulte de cette inclinaison. C'est là une différence essentielle qui existe dès la naissance entre les deux saillies trochantériennes. La saillie interne qui donnera le petit trochanter est une saillie diaphysaire très accusée, tandis que la saillie externe qui fournira l'appui du point épiphysaire, qui constituera la presque totalité du grand trochanter, n'est due qu'à l'inflexion de cette extrémité du point diaphysaire, inflexion très régulière, mais qui sur les radiographies n'est pas constituée par un bourgeonnement propre du point diaphysaire.

Points épiphysaires. — Ils sont au nombre de quatre : le point épiphysaire inférieur, le point d'ossification de la tête, et ceux des deux trochanters.

Point épiphysaire inférieur. — Pour ce qui concerne le point épiphysaire inférieur, nous ne publierons pas dans ce travail les

faits qui ont trait à sa date d'apparition, car ils ne sont pas assez nombreux pour pouvoir tirer une conclusion sans faire intervenir l'état de l'ossification du fémur pendant les dernières périodes de la vie intra-utérine, que nous nous proposons d'exposer dans un second mémoire. Néanmoins nous pouvons dire que nous avons trouvé ce point apparu dans la très grande majorité des cas à la naissance, ou en voie d'apparition (au moins sur les enfants à terme). Il est un peu plus précoce que le point épiphysaire supérieur du tibia; il garde du reste sur lui toujours une prédominance de dimensions manifeste.

Au début, il est constitué par une masse à peu près sphérique qui, vers la seconde moitié de la première année, se développe un peu dans son diamètre antéro-postérieur. Vers l'âge de huit mois (fig. 32), on voit le point présentant un diamètre antéro-postérieur, d'environ 4 à 5 mm. Vers l'âge de un an (fig. 33), il commence à présenter au niveau de sa face supérieure une saillie osseuse qui se développe en regard d'une échancrure qui s'est creusée dans l'extrémité inférieure du point diaphysaire. Cette échancrure divise l'extrémité inférieure de la diaphyse en deux saillies osseuses, une interne, la plus accusée, et une externe. Sa face inférieure tournée vers l'articulation est maintenant devenue légèrement concave dans le sens transversal; cette concavité s'accuse encore à partir de l'âge de dix-huit mois à deux ans, à mesure que s'agrandit le diamètre transversal de ce point.

A deux ans le diamètre transversal du point épiphysaire inférieur a déjà 18 à 24 mm.; ses diamètres vertical et antéro-postérieur ont environ 8 à 12 mm. suivant les sujets. A trois ans, le diamètre transversal a augmenté d'un tiers environ sur ce qu'il était à l'âge de deux ans; le diamètre vertical est resté sensiblement le même; le diamètre antéro-postérieur a légèrement augmenté.

A partir de ce moment l'agrandissement du point épiphysaire se fait dans le même sens que de deux à trois ans, le diamètre antéro-postérieur et surtout le diamètre transversal augmentant beaucoup plus que le diamètre vertical. Ce dernier présente partout sensiblement la même hauteur.

La forme du point épiphysaire varie peu à partir de l'âge de trois

à quatre ans, la partie surélevée de sa face supérieure persiste et s'insinue dans une dépression semblable du point diaphysaire. L'excavation de la face inférieure correspond à la saillie que nous avons vue apparaître vers la même époque au niveau de la face supérieure du point épiphysaire supérieur du tibia pour constituer l'épine tibiale. La masse épiphysaire se trouve divisée par la présence de l'excavation de la face inférieure et la saillie de la face supérieure, en deux moitiés. Dès l'âge de quatre ans, on constate déjà sur les radiographies du fémur prises dans un plan frontal, que la moitié interne est un peu plus développée que la moitié externe, et cette prédominance s'affirme et persiste jusqu'à l'ossification complète pour donner au condyle interne ses caractères.

A partir de l'âge de cinq ans, le diamètre antéro-postérieur du point épiphysaire inférieur dépasse le même diamètre de l'extrémité inférieure de la diaphyse, pour lui être supérieur d'un tiers vers l'âge de dix à douze ans.

Point épiphysaire de la tête fémorale. — La tête fémorale se développe par un point d'ossification unique. Nous ne l'avons dans aucun cas trouvé apparu sur 8 radiographies de hanches d'enfants âgés de moins de six mois. Sur 4 radiographies d'enfants âgés de dix à douze mois nous le trouvons 3 fois et sur 14 radiographies d'enfants âgés de quinze à vingt mois, il ne manque que dans deux cas (chez deux enfants âgés de 15 et 17 mois). A partir de l'âge de deux ans nous l'avons toujours trouvé (fig. 34).

Il est sphérique au début et garde cette sphéricité pendant un à deux ans. Il perd ensuite ce caractère au niveau de sa partie inférieure, qui s'aplatit et vient se mettre en rapport avec un prolongement osseux de l'extrémité supérieure du point diaphysaire qui s'avance sous le noyau de la tête. On peut se rendre compte, sur des radiographies d'enfants de trois à quatre ans, de la présence de cette lame osseuse qui fournit la lame inférieure du col fémoral, laquelle déborde en dedans de 1 à 2 cm. la lame supérieure. Dans les deux années qui suivent, ce point épiphysaire de la tête s'agrandit au point d'occuper vers quatre ou cinq ans toute la cavité cotyloïde et de donner à la tête fémorale une forme très analogue à sa forme adulte.

Un point très important c'est de préciser les rapports que présente ce point avec la cavité cotyloïde. A la naissance et pendant les premières années de la vie, on voit très bien, sur les radiographies, la cavité cotyloïde constituée par les trois pièces osseuses qui sont encore séparées par une zone cartilagineuse. La zone de cartilage qui se voit le mieux (ou même, dans certains cas, est la seule apparente suivant l'attitude dans laquelle a été radiographié le sujet) est la zone cartilagineuse qui sépare les parties cotyloïdiennes des points principaux des pièces iliaque et ischiatique. Dans aucun cas de hanche normale nons n'avons vu le point de la tête apparaître au-dessus d'un plan perpendiculaire à l'axe du corps qui passerait par cette zone cartilagineuse; mais ceci n'est exact que pour les cas où le point épiphysaire de la tête est récemment apparu et encore de tout petit volume (fig. 34).

Sitôt que le volume dépasse 2 à 4 mm. de diamètre, le point épiphysaire déborde légèrement en haut le plan que nous indiquons comme point de repère, mais sans jamais le dépasser de plus de 2 à 4 mm. avant la sixième année, car il est à remarquer que le plan de soudure des pièces iliaque et ischiatique se trouve à peine plus bas de 2 à 4 mm. que le toit de la cavité cotyloïde, lequel est sensiblement horizontal.

Point d'ossification du grand trochanter. — Ce point apparaît au-dessus d'une dépression qui se fait dans le coude que présente l'extrémité supérieure du point diaphysaire (fig. 35) du fémur, vers l'âge de trois à quatre ans. Au niveau de ce coude se fait, sur la face externe de la diaphyse, une production d'os un peu plus rapide que dans les parties voisines; de cette modification résulte la formation d'une fossette correspondant à un noyeau cartilagineux, très épais, qui constitue le grand trochanter cartilagineux. C'est dans cette masse cartilagineuse qu'apparaît le point épiphysaire du grand trochanter.

Sur 18 radiographies d'enfants âgés de deux ans et demi à trois ans et demi nous retrouvons 5 fois apparu ce point épiphysaire; sur 9 radiographies d'enfants âgés de trois ans et demi à quatre ans et demi nous le trouvons apparu 6 fois; sur 12 radiographies d'enfants âgés de quatre ans et demi à cinq ans et demi, nous le retrou-

vons apparu 10 fois; sur toutes les radiographies d'enfants âgés de plus de six ans que nous avons examinées, il existait presque toujours très bien développé.

Ce point se montre parfois sous la forme d'un point unique, formé par une lame de substance osseuse allongée dans le sens transversal. Rapidement cette lame s'épaissit pour donner un noyau de substance ayant la forme représentée par la figure 35.

Dans d'autres cas, l'ossification apparaît sous la forme d'une série de grains osseux dont la fusion s'opère rapidement (en moins d'un an). Dans ces cas, presque toujours à côté d'un grain plus volumineux qui constitue le point principal se groupent d'autres grains plus petits qui se soudent au premier.

Ce point trochantérien acquiert une certaine importance par son volume, puisqu'il donne à lui tout seul, presque sans participation de la diaphyse, toute la saillie osseuse qui constitue le grand trochanter.

Point épiphysaire du petit trochanter. — Ce point apparaît beaucoup plus tardivement que le point du grand trochanter, mais il se développe dans des conditions bien différentes.

Il apparaît à une date assez variable. De six à sept ans nous l'avons trouvé une fois sur 9 radiographies; de sept à huit ans, une fois sur 5; de huit à dix ans, 6 fois sur 8 radiographies; et de dix à onze ans 4 fois sur 4 radiographies.

Il est constitué par une lame osseuse excessivement mince au début de son apparition. En un à deux ans elle a 15 à 18 mm. dans son grand diamètre (vertical) et 1 mm. à 1 mm. 1/2 d'épaisseur. Quand elle a ses dimensions définitives vers l'âge de quatorze à quinze ans, elle a toujours la même forme excavée au niveau de sa face externe, convexe au niveau de sa face interne, avec une épaisseur qui ne dépasse pas 2 mm., alors que sa hauteur est de 2 cm. environ.

Il s'agit donc là d'une véritable lame de recouvrement qui vient coiffer la saillie que nous avons vue se développer à la partie interne supérieure du point diaphysaire, au-dessous du coude que présente cette extrémité.

Il y a là une différence dans l'ossification du grand et du petit

trochanter. L'un est une saillie osseuse volumineuse développée presque entièrement aux dépens d'un point épiphysaire, l'autre est une saillie plus petite développée aux dépens de la diaphyse et coiffée d'une lame osseuse peu importante d'origine épiphysaire.

Voici résumées les dates d'apparition des points épiphysaires du fémur.

Point épiphysaire inférieur...........	vers la naissance.
— de la tête......................	6 mois à 2 ans.
Grand trochanter....................	3 ans 1/2 à 6 ans.
Petit trochanter.....................	7 ans à 11 ans.

Nous avons volontairement omis de nous occuper de l'ossification de la rotule, cette étude, très intéressante, faisant actuellement l'objet de recherches nombreuses, avec l'appui de précisions histologiques que notre méthode ne pouvait pas donner.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES FAITS CI-DESSUS

I. — Quelques faits particuliers a l'ossification des segments des doigts et des orteils.

De l'ensemble des faits que nous avons exposés dans les chapitres précédents nous devons dégager les quelques remarques suivantes :

1° Les points épiphysaires de ces segments sont toujours uniques même pour les segments du pouce et du gros orteil. Nous n'avons observé aucun fait en faveur de l'opinion émise autrefois par Serres, à savoir que les points épiphysaires des phalanges du pouce et du gros orteil étaient primitivement doubles, ou même triples.

2° Pour la main il y a deux doigts, le médius et l'annulaire, où l'ossification se fait avec une régularité parfaite dans les trois segments, et ce sont précisément les deux doigts où les segments sont le plus développés. Il semble que ce soit là les deux rayons de la main les mieux fixés en temps qu'évolution osseuse. Au contraire, pour les autres rayons l'ossification se fait avec moins de régularité,

traduisant en cela la loi générale qui veut que les modifications des rayons dans l'évolution phylogénique des vertébrés portent sur les rayons extrêmes ; c'est à cette loi que semblent devoir se rattacher les faits suivants que nous avons dégagés de nos recherches :

Modification profonde des segments du pouce et de leur processus d'ossification ;

Modification du processus d'ossification épiphysaire des segments phalangettiens de l'index et de l'auriculaire, qui font que leurs points épiphysaires apparaissent un peu plus tardivement que ceux du médius et de l'auriculaire ;

Modification des processus d'ossification épiphysaire des phalangines de l'index et de l'auriculaire, qui font que leurs points épiphysaires apparaissent non seulement plus tardivement que ceux des segments analogues du médius et de l'auriculaire, mais aussi plus tardivement que ceux de leurs segments phalangettiens propres.

3° D'une façon générale nous pouvons dire que pour la main comme pour le pied l'ossification épiphysaire commence un peu plus tôt au niveau des phalanges qu'au niveau des phalangines, et un peu plus tôt au niveau de ces dernières qu'au niveau des phalangettes (exception doit être faite à cette loi pour les phalangines de l'index et de l'auriculaire, et pour la première phalange du pouce).

4° D'une façon générale l'ossification épiphysaire paraît débuter un peu plus précocement au niveau du médius qu'au niveau des autres doigts; ensuite elle se fait par ordre de précocité dans l'annulaire, l'index et l'auriculaire. Ce dernier a tous ses points épiphysaires en retard notable sur ceux des autres doigts.

5° Alors que les phalangines des doigts sont encore des segments en plein développement osseux, celles des orteils sont, vu le peu d'importance fonctionnelle de ces segments, en voie de régression. C'est ce qui explique leur atrophie constante, leur soudure fréquente aux phalangettes, comme l'a montré Pfitzner, et comme nous l'avons plusieurs fois constaté.

Les phalangettes des orteils participent à cette régression, mais elles paraissent moins intéressées que les phalangines.

6° Il semble ressortir de nos recherches que, comme Pfitzner l'avait déjà fait ressortir, si un segment des doigts ou des orteils tend à disparaître, c'est le segment phalanginien, lequel est en régression très nette pour les orteils et paraît l'être également à un moindre degré pour l'index et l'auriculaire. Ces constatations nous permettent de nous associer à l'hypothèse de Pfitzner d'après laquelle le rayon du pouce ou du premier orteil se serait raccourci par la disparition de la phalangine, et non par disparition ou fusion du premier métacarpien ou du premier métatarsien.

7° Nos recherches nous permettent de considérer le processus d'ossification épiphysaire comme débutant beaucoup plus tôt, dans les segments digitaux, que ne l'admettent la plupart des anatomistes; c'est ainsi que dans nos traités classiques on voit émettre l'opinion que les points épiphysaires des phalanges apparaissent vers la quatrième année et même un peu plus tard pour les phalangines et phalangettes, alors que nos recherches nous portent à considérer ces points épiphysaires comme apparaissant de dix-huit mois à deux ans et demi pour les phalangines et les phalangettes du médius et de l'annulaire, les seules régulières dans leur ossification.

II. — Remarques sur l'ossification des métacarpiens et des métatarsiens.

Les métacarpiens et les métatarsiens ne sont en somme que des segments des rayons de la main ou du pied, au même titre que les phalanges. Mais ce sont des segments qui ont conservé une importance très grande, parce que ce sont des segments proximaux de ces rayons et que, comme nous venons de le voir ci-dessus, c'étaient les segments phalanginiens et phalangettiens, c'est-à-dire terminaux, qui tendaient le plus à se modifier. Néanmoins en obéissant à la loi générale que nous rappelions dans le paragraphe ci-dessus, les deux métacarpiens et métatarsiens des rayons extrêmes ont subi des modifications importantes.

Le cinquième métacarpien et le cinquième métatarsien, le premier surtout, sont des segments plus courts que les autres.

Leurs points d'ossification épiphysaire apparaissent plus tardivement que ceux des deuxième, troisième et quatrième.

Le premier métacarpien et le premier métatarsien ont subi encore des modifications plus grandes. Par suite d'adaptations successives à des fonctions nouvelles (opposition), ils ont subi un raccourcissement notable, un épaississement très accusé et surtout il s'est produit des modifications dans le mode d'ossification et dans la forme que nous envisagerons dans le paragraphe suivant.

Les points d'ossifications épiphysaires des métacarpiens se trouvent au niveau de leur extrémité inférieure, contrairement à ceux des autres segments des rayons qui se trouvent au niveau de l'extrémité supérieure des segments. Il est naturel de considérer, comme nous l'enseigne l'anatomie comparée, chaque métacarpien comme s'étant ossifié primitivement, par un point diaphysaire, et deux points épiphysaires situés un à chaque extrémité, ce qui s'observe encore dans certaines classes de vertébrés (les segments digitaux eux-mêmes auraient encore ce mode d'ossification dans certaines catégories de vertébrés). A la suite de la fixation de l'extrémité proximale des métacarpiens et des métatarsiens, les points épiphysaires proximaux, supérieurs, n'ont-ils pas fini par disparaître en tant que points isolés? cette hypothèse expliquerait de façon très satisfaisante la forme arrondie de la base des métacarpiens et de la base des métatarsiens, la présence des échancrures latérales que nous avons signalées à ce niveau, et surtout le retour parfois observé au mode d'ossification primitif de l'extrémité supérieure des métacarpiens et métatarsiens par des noyaux d'ossifications épiphysaires très nets, comme nous l'avons constaté.

Quoi qu'il en soit, les faits observés nous suggèrent les remarques suivantes :

1° Les points épiphysaires des métacarpiens apparaissent plus précocement que les points épiphysaires des métatarsiens. C'est l'inverse de ce qui se passe pour les os du carpe, dont l'ossification est plus tardive que celle des os du tarse.

2° L'ossification épiphysaire (le premier métacarpien et le premier métatarsien étant mis à part) débute au niveau du troisième métacarpien et à peu près simultanément au niveau du

deuxième. Elle apparaît plus tardivement dans le quatrième et surtout dans le cinquième.

Pour les métatarsiens, elle se fait dans des conditions semblables; mais pour le cinquième il existe un point épiphysaire à apparition tardive qui n'a pas son homologue au niveau du cinquième métacarpien (point d'ossification épiphysaire de la face externe de la base), et qui n'offre nullement les caractères de l'os vésalianum.

3° Nos recherches radiographiques nous ont montré que l'ossification épiphysaire des métacarpiens se faisait beaucoup plus tôt que ne l'admettaient la plupart des anatomistes, puisque nous pensons qu'elle commence de un an et demi à deux ans et demi pour les deuxième et troisième métacarpiens, et de deux ans et demi à trois ans et demi pour les deux derniers, alors que l'opinion classique veut que cette ossification ne débute que vers la cinquième à la sixième année.

Pour les métatarsiens, nos recherches concordent à peu près avec les idées classiques.

Nous n'avons pu par la radiographie nous convaincre que le point épiphysaire postérieur du premier métatarsien était double et forme le point épiphysaire supérieur homologue de celui du premier métacarpien, et d'un point particulier représentant le métacarpien disparu soudé à la phalangine (Mayet). Ce que nous croyons avoir vu c'est que le point épiphysaire supérieur du métatarsien semblait être moins net que celui du premier métacarpien, moins bien individualisé que lui; il ne donne vraisemblablement que la partie dorsale de la base du métatarsien, dont la partie inférieure plantaire paraît se développer aux dépens de l'extrémité postérieure du point diaphysaire. Cette partie osseuse, qui n'existe pas en effet pour le premier métacarpien, donne au premier métatarsien une forme particulière; mais, comme l'a montré Volkow, cette production est due au rôle nouveau du métatarsien par suite de la station bipède, et doit être interprétée non comme un vestige d'un organe régressé, mais bien comme le résultat de l'adaptation d'un organe à une fonction nouvelle. Ce n'est du reste pas là le seul résultat du passage à la station bipède : l'épaississement considérable de tout le premier métatarsien, son raccourcissement, l'épaississement de

la phalange et de la phalangette du premier orteil. La régression des phalangines des orteils ne paraît guère avoir d'autre cause; c'est également ce qui explique la différence qui existe chez l'Homme entre les segments de la main, organe de préhension, et les segments du pied, organe d'appui.

III. — Le pouce a-t-il trois phalanges?

Ceci revient à se demander si le métacarpien du pouce est bien un métacarpien, ou bien si, à l'exemple de Volkow et d'autres anatomistes, il ne convient pas de le considérer comme une première phalange. Dans la première partie de ce travail nous avons exposé les faits sur lesquels nous nous appuyons pour arriver aux conclusions suivantes :

La première phalange du pouce se développe comme une phalange d'un autre doigt, comme le démontre son ossification diaphysaire et son ossification épiphysaire.

La deuxième phalange du pouce se développe comme la phalangette des autres doigts, comme le démontre son ossification diaphysaire et épiphysaire.

Le métacarpien du pouce se développe par son point diaphysaire comme un métacarpien des autres doigts. Il en diffère seulement par ses points épiphysaires.

Le point épiphysaire inférieur du métacarpien du pouce existe-t-il? — A cette question nous pouvons répondre que, dans la majorité des cas, ce point épiphysaire inférieur n'existe pas avec les caractères qu'il présente sur les autres métacarpiens; mais, comme nous l'avons dit plus haut, il existe vraisemblablement :

Dans certains cas, absolument isolé et développé sous l'épiphyse inférieure de cet os qui va avoir ainsi deux points épiphysaires, l'un supérieur, l'autre inférieur;

Dans d'autres cas, soudé partiellement au point diaphysaire, mais encore isolé par une encoche très nette, et reconnaissable sur l'image radiographique;

Dans presque tous les autres cas, complètement soudé à l'extré-

mité inférieure de la diaphyse du métacarpien et formant là une saillie légèrement inclinée en avant qui prend définitivement la forme de la tête d'un métacarpien, et non la forme de la tête d'une phalange.

Quelle est la signification du point épiphysaire supérieur? — Même en admettant que le premier métacarpien soit bien un métacarpien, pourquoi présente-t-il un point épiphysaire supérieur? Faut-il considérer ce point comme traduisant simplement la fonction différente de ce métacarpien mobile? Nous voyons en effet que chez l'homme tous les segments osseux des membres, en rapport avec une fonction articulaire véritable, présentent un ou plusieurs points épiphysaires à leur extrémité articulaire. Pourquoi le métacarpien du pouce ferait-il exception? puisque le rôle d'opposition du pouce lui crée une fonction différente de celles des autres métacarpiens.

L'anatomie comparée nous montre que chez certains animaux domestiques (Lesbre) les métacarpiens présentent deux points épiphysaires, un à chaque extrémité. Il existe anormalement chez l'homme des cas d'ossification des métatarsiens par deux points épiphysaires; n'est-il pas possible de penser que la base des métacarpiens, qui est fournie par la diaphyse dans la plupart des cas, représente par sa forme arrondie les vestiges de noyaux épiphysaires primitivement séparés, mais qui ont perdu leur autonomie, vu l'absence d'articulation mobile à cette extrémité des 4 derniers métacarpiens, alors que le métacarpien du pouce a conservé son point épiphysaire supérieur, grâce à son rôle important?

Cette conception du premier métacarpien nous apparaît comme plus rationnelle et comme cadrant mieux avec les faits que nous avons observés, que celle de Sapey à laquelle se rangeait Poirier et qui faisait considérer le premier métacarpien comme formé de deux parties, l'une constituée par la diaphyse et représentant la phalange du pouce, l'autre constituée par le point épiphysaire supérieur qui représentait le métacarpien disparu.

Cette conception a encore l'avantage de conserver au pouce, comme aux autres doigts, ses rapports avec un os carpien qui dans ce cas serait le trapèze, os qui par sa situation se présente abso-

lument comme un os carpien. Nous ne voyons du reste pas trop pourquoi on admettrait pour le trapézoïde, le grand os et l'os crochu le caractère d'os carpien, et pourquoi on le refuserait au trapèze. Il est naturel, au contraire, de le considérer comme étant l'homologue du premier carpien.

Si on refusait au premier métacarpien ses vrais caractères, c'était surtout pour pouvoir trouver au pouce, comme aux autres doigts, trois segments; c'était admettre *a priori* qu'il ne s'était pas fait, au cours de l'évolution phylogénique, de réduction de nombre pour les segments des doigts. Or la plupart des anatomistes qui se sont occupés de la question admettent très bien qu'il peut se faire, qu'il s'est fait forcément une réduction des segments. Les uns admettent que cette réduction s'est faite aux dépens du métacarpien qui a disparu (Rambaud et Renault), les autres aux dépens des os du carpe.

Aux premiers il est permis de demander pourquoi la réduction ne se serait-elle pas faite aux dépens d'un segment digital, comme l'a pensé Pfitzner (deuxième phalange), tout aussi bien qu'aux dépens du métacarpien. Si un segment doit disparaître, il semble que ce soit le moins important. Du reste l'anatomie comparée n'a nullement démontré que dans la réduction d'un rayon ce soient les segments proximaux qui disparaissent.

Aux autres on pourrait de même répondre que la réduction de nombre aux dépens de la deuxième phalange se comprend tout aussi bien que la réduction aux dépens d'un os du carpe. Puisque dans la série des vertèbres on observe des disparitions d'un rayon complet, il est admissible de penser à la possibilité d'une réduction partielle pour s'adapter à des fonctions nouvelles.

Quant à la réduction aux dépens de la deuxième phalange (qu'avait déjà admise Pfitzner), elle nous paraît très plausible d'après nos recherches pour les raisons suivantes :

1° Les segments restants ont tous les caractères d'une phalange et d'une phalangette;

2° Pour les autres doigts, il semble, d'après ce que nous avons dit plus haut, que le segment qui régresse soit la phalangine;

3° Par suite d'adaptations nouvelles, les phalangines des orteils sont en voie de régression et sont fréquemment soudées aux pha-

langettes, pour former un seul segment, comme l'avait très bien montré Pfitzner.

De cette réduction du nombre des segments du pouce est résulté un organe plus court, plus facilement opposable, qui chez l'homme a pris des proportions plus grandes, vu ses fonctions nouvelles, ce qui explique les dimensions de la phalangette, et son ossification épiphysaire précoce.

Nous avons également établi que la phalange du pouce avait un point d'ossification épiphysaire qui apparaissait plus tardivement que ceux des autres phalanges. A quoi cela tient-il, et pourquoi le point épiphysaire phalangettien étant plus précoce que celui des autres phalangettes, le point phalangien est-il plus tardif? Il est difficile de donner une explication rationnelle de ce phénomène, à moins de penser que le pouce représentant un rayon raccourci, l'ossification de ce fait a été bouleversée. D'autre part, nous avons vu que les rayons extrêmes (cinquièmes doigts) étaient un peu en retard sur les autres pour leur ossification; il est possible que ce fait intervienne pour le pouce qui est non seulement un rayon extrême, mais encore un rayon atrophié et réduit en général, chez beaucoup de vertébrés, et qui, par suite de nouvelles fonctions, a repris, chez tous les primates, un développement considérable. Dans ce développement il ne s'est pas reproduit de segments nouveaux, mais ceux qui restaient ont pris des formes différentes, et sont finalement arrivés chez l'homme aux formes et caractères des segments du pouce actuel.

Homologie du pouce et du gros orteil. — En nous plaçant au point de vue purement anatomique, nous avons vu que l'ossification du premier orteil et de son métatarsien reproduisait dans ses grandes lignes celle des segments du pouce par la précocité et le volume du point épiphysaire de la phalangette, par l'existence d'un point épiphysaire supérieur pour le premier métatarsien, par la ressemblance tardive, il est vrai, de sa première phalange aux phalanges des autres orteils.

Elle en diffère par la production de segments osseux beaucoup plus volumineux que les segments des autres doigts, plus courts également, par l'absence ou la rareté des caractères que nous

avons signalés au niveau de l'extrémité inférieure du premier métacarpien. En effet, alors que le dernier portait dans la plupart des cas la trace de son ancien point épiphysaire inférieur, au niveau du premier métatarsien, il est presque toujours impossible de le déceler.

Faut-il pour cela conclure que le premier métatarsien est une phalange, et que le métatarsien atrophié est représenté par le premier cunéiforme, comme le pense Volkow? Nous ne le croyons pas.

Il faut tenir compte des profonds bouleversements osseux qui se sont passés au niveau du rayon du gros orteil; puisque nous savons que chez certains vertébrés ce rayon est très atrophié, à peu près complètement disparu chez certains autres, qu'il a repris chez la plupart des primates une importance nouvelle grâce à son rôle d'opposition, il n'est pas étonnant qu'il ait perdu chez l'homme, en perdant sa fonction d'opposition, la plupart des caractères qui le rendaient chez certains singes absolument comparable au pouce.

C'est qu'en effet, comme le fait remarquer Volkow, c'est le passage à la station bipède qui a produit au niveau du premier métatarsien les modifications de forme et de volume qu'on observe. C'est le rôle d'appui dévolu au premier métatarsien qui a été la cause de ce développement exagéré, en épaisseur, des segments du premier orteil; ce rôle n'est évidemment pour rien dans la réduction du rayon (aux dépens de la phalangine vraisemblablement comme pour le pouce), puisqu'il s'agit là d'un caractère ancestral, mais il a fait modifier la forme du métatarsien et des deux phalanges qui lui font suite, modifications qui ont coïncidé avec la perte de l'opposabilité, qui ont été favorisées dans leur formation par cette perte, en ne laissant au premier rayon que son rôle de sustentation.

Quant à l'existence du point épiphysaire supérieur du premier métatarsien, malgré la perte à peu près complète de la fonction articulaire de cet os, elle n'est pas complètement en désaccord avec ce que nous avons observé, car ce point épiphysaire, au lieu d'être nettement isolé, comme l'est celui du premier métacarpien, se développe rapidement, paraît n'exister que pour la

partie dorsale de l'extrémité supérieure de ce métatarsien, et semble également se souder très rapidement à la diaphyse. Rien ne s'oppose à penser qu'il s'agit là d'un point qui subit actuellement une régression, du fait de la fixation de la base du métatarsien, régression peut-être comparable à celle qu'ont dû subir les points épiphysaires supérieurs des autres métatarsiens, mais moins avancée. Cette hypothèse est corroborée par l'existence de points épiphysaires supérieurs au niveau des autres métatarsiens et métacarpiens, comme nous avons pu le constater plusieurs fois, existence encore fréquente et presque de règle chez certains animaux domestiques (Lesbre) et chez certains vertébrés (chez les siréniens; Freund).

IV. — Ossification et homologie du carpe et du tarse.

Nous sommes arrivés à des conclusions parfois un peu différentes de celles de certains anatomistes qui se sont occupés de la question de l'ossification des os du carpe et du tarse.

Au point de vue du nombre des points d'ossification du scaphoïde carpien et du scaphoïde tarsien, nos recherches nous font abandonner l'opinion de Rambaud et Renault, d'après laquelle le scaphoïde carpien présenterait deux points d'ossification. Nous n'avons jamais trouvé qu'un seul point situé à proximité du noyau du trapèze. Il est juste, à ce sujet, de faire remarquer que, si on admet une analogie entre le scaphoïde du carpe et celui du tarse, il ne serait pas impossible d'envisager la possibilité dans quelques cas de son ossification par deux points séparés; mais il nous a semblé que cette particularité ne se rencontrait plus que pour l'ossification du scaphoïde tarsien.

Ce dernier, en effet, présente un point d'ossification situé dans la partie externe de l'ébauche cartilagineuse, point important puisqu'il donne souvent à lui tout seul l'ossification de tout le scaphoïde et que nous appelons le *point externe* du scaphoïde. Il se développe vers l'âge de deux ans et demi à trois ans et demi. Vers l'âge de quatre à cinq ans apparaît dans la moitié des cas, et peut-être

même plus souvent, un second centre d'ossification situé en dedans du précédent qui est déjà bien développé. Nous avons appelé ce point tardif, moins important par son volume et surtout par son irrégularité que le premier apparu, le point d'*ossification interne* du scaphoïde.

Nous ne croirions pas du tout justifiées pour ces deux points les dénominations de *point principal* et *point complémentaire*, car tous les deux, en dehors de leur importance différente, évoluent comme ce qu'on est convenu d'appeler des points principaux, et le second ne présente nullement les caractères d'un point épiphysaire.

Faut-il interpréter l'existence de ce point d'ossification interne du scaphoïde comme appartenant à l'ossification du segment osseux qu'on a décrit sons le nom de *tibial externe?* Nous ne le croyons pas, car pour les cas où ce dernier os est soudé au scaphoïde il est naturel, par ce fait qu'il s'agit d'un os atrophié et en régression, d'admettre que son ossification se fait par extension du centre scaphoïdien unique, ou du noyau interne quand il y a deux centres d'ossification pour le scaphoïde. D'autre part, quand cet os existe à l'état isolé, son ossification doit, comme dans tous les autres os anormaux du carpe et du tarse, débuter beaucoup plus tardivement.

Nous ne voyons pas du tout non plus dans cette existence de deux centres d'ossification pour le scaphoïde de quoi penser que l'un des centres représente soit en lui-même, soit en tant que tibial externe, comme Volkow en a émis l'hypothèse, le premier os carpien repoussé sur la rangée du scaphoïde par le premier métatarsien atrophié lequel serait représenté par le premier cunéiforme et repoussé lui-même sur la rangée des os carpiens.

Nous avons dit plus haut les raisons qui nous portaient à croire que la réduction du premier rayon des extrémités de l'homme s'était faite aux dépens d'un segment autre que le segment métacarpien ou métatarsien. Nous avons également donné les raisons qui, à notre avis, pourraient rendre compte des modifications qu'on observe dans l'ossification de ces segments; aussi trouvons-nous plus naturel de considérer le trapèze au membre supérieur et le

premier cunéiforme au membre inférieur, comme les homologues des premiers carpiens et premiers tarsiens.

L'homologie entre les cinq os carpiens et les quatre os de la rangée distale du carpe nous paraît ainsi très rationnelle, tout comme l'homologie des quatre os de la rangée distale du tarse avec les cinq os tarsiens, qui s'établirait de la façon suivante :

1er cunéiforme	1er os tarsien.
2e —	2e —
3e —	3e —
Cuboïde	{ 4e —
	{ 5e —

Pour le carpe, l'os crochu représenterait les deux derniers carpiens.

Quant aux nombreux os surnuméraires qu'on a décrits au niveau du carpe et du tarse, faut-il leur attribuer constamment l'importance qu'on leur donne? Nous ne le croyons pas parce que :

On a trouvé un nombre d'os surnuméraires qui n'est nullement en rapport avec ceux dont l'anatomie comparée nous permet d'expliquer l'existence;

On a trouvé très fréquemment des os surnuméraires dans des régions du carpe où leur présence était inexplicable.

Pour l'os, central lui-même, on a admis (Leboucq) qu'il se soudait très tôt au scaphoïde. Le fait n'est pas impossible, néanmoins nous devons faire remarquer que si on se base sur la formation d'encoches scaphoïdiennes pour étayer cette théorie, il ne serait pas impossible pour la même raison de penser à sa soudure possible au troisième os carpien, pour donner le grand os actuel. On admet en effet que l'os crochu représente deux os carpiens soudés, mais actuellement si bien fixés dans cette évolution que, comme nous l'avons vu, ils n'ont jamais pour les deux qu'un point d'ossification unique. Si on voulait se reporter aux premières figures de notre travail, on se rendrait très facilement compte que le grand os présente un noyau d'ossification un peu différent de celui des autres os. La moitié inférieure occupe bien la situation d'un os carpien, mais sa moitié supérieure, dans les cas surtout où ce noyau prend,

par étranglement de sa partie médiane, la forme bilobée, occupe très inexactement la situation de l'os central des vertébrés qui le présentent en pleine évolution. Le fait de considérer l'os central comme évoluant maintenant avec le troisième carpien sous la forme d'une pièce unique, ne paraît pas plus anormal que de voir évoluer deux os carpiens sous la forme de l'os crochu.

Nous n'avons jamais dans nos recherches retrouvé de points d'ossification anormaux traduisant la présence de quelques-uns de ces os surnuméraires, sauf dans un cas. Ceci paraît tenir à ce que les ébauches cartilagineuses de ces os surnuméraires s'ossifient tardivement et également sans doute à la formation d'un certain nombre d'os surnuméraires par suite d'altération traumatique des os du carpe ou du tarse. On sait aujourd'hui que la plupart des fractures parcellaires de ces os, du scaphoïde entre autres, passent presque constamment inaperçues, et d'autre part n'arrivent généralement pas à se souder, d'où au bout de plusieurs années la formation de véritables os avec fausses articulations voisines. C'est pour cela que cette étude des os surnuméraires devrait être reprise sur des sujets jeunes à la période d'ébauches cartilagineuses des os, pour avoir toute sa portée.

Au point de vue de l'époque d'apparition des divers centres d'ossification des os du carpe et du tarse, nous donnons dans les tableaux suivants les constatations que nous avons faites, avec en regard celles de quelques-uns des anatomistes qui se sont occupés de cette question :

Carpe.

Scaphoïde.

Béclard, Holden	8 ans.
Cruveilhier	8 à 9 ans.
Kœlliker	6 à 7 —
Debierre	Après 6 ans.
Sappey	5 ans 1/2.
Testut	3 à 4 ans.
D'après nos recherches	5 ans à 6 ans 1/2.

Semi-lunaire.

Debierre	5 à 6 ans.
Sappey-Kœlliker	5 ans.
Béclard	4 à 5 ans.
Rambaud et Renault	4 à 5 —
Meckel	2 à 3 —
D'après nos recherches	2 ans 1/2 à 6 ans.

Pyramidal.

Cruveilhier	3 à 4 ans.
Béclard	3 ans.
Debierre-Sappey	2 à 3 ans.
D'après nos recherches	1 an 1/2 à 4 ans 1/2.

Pisiforme.

Sappey	8 à 10 ans.
Meckel	6 à 7 —
Béclard, Kœlliker	12 ans.
Rambaud et Renault	12 à 15 ans.
Cruveilhier	12 à 15 —
Retterer, Testut	10 à 16 —
D'après nos recherches	10 à 14 —

Trapèze.

Sappey	5 ans.
R. et Renault	3 à 4 ans.
Debierre	5 à 6 —
Testut	3 à 5 —
Poirier	5 ans.
D'après nos recherches	3 ans 1/2 à 6 ans.

Trapézoïde.

Cruveilhier	8 à 9 ans.
Béclard	9 ans.
Kœlliker	7 à 8 ans.
Debierre	6 à 7 —
Sappey	6 ans.
R. et Renault	5 —

Testut	3 à 5 ans.
D'après nos recherches	4 ans 1/2 à 6 1/2.

Grand os.

R. et Renault	3e année.
Testut	1re à 3e année.
Béclard	1 an.
Cruveilher	Fin de 1re année.
Meckel	A la naissance.
Poirier	1re année.
D'après nos recherches	Du dernier mois de la vie intra-utérine à la fin de la 1re année.

Os crochu.

R. et Renault	3e année.
Sappey	12 à 15 mois.
Testut	1re à 3e année.
Poirier	1re année.
D'après nos recherches	1re —

Tarse.

Calcanéum (Point épiphysaire).

R. et Renault	10 ans.
Polaillon	Vers 8 ans.
Testut	7 à 10 ans.
Poirier	7 à 8 —
Cruveilhier	7 à 8 —
Meckel	7 à 8 —
Princeteau	6 à 10 —
Kœlliker	6 à 10 —
D'après nos recherches	6 à 9 —

Cuboïde.

Blumenbach	18 à 24 mois.
Testut	1re année.
Béclard-Poirier	6e mois.
Sappey	6 mois.

Meckel	1 —
R. et Renault	Dès la naissance.
Debierre	— —
Kœlliker	Dès le 7[e] mois intra-utérin.
D'après nos recherches	Derniers mois de la vie intra-utérine à 6[e] mois de la vie.

Scaphoïde.

Quain, Testut, Debierre		4 à 5 ans.
Sappey, Holden		3 à 4 ans.
Sœmmering, Schwegel		1[re] année.
R. et Renault		4 1/2 à 5 ans.
D'après nos recherches	Point externe	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.
	Point interne	4 à 5 ans 1/2.

1[er] cunéiforme.

Sappey, Poirier	3 à 4 ans.
Kœlliker, Testut	1[re] année.
R. et Renault	Dès la naissance.
Debierre	Vers la 3[e] année.
D'après nos recherches	1 an 1/2 à 2 ans 1/2.

2[e] cunéiforme.

R. et Renault-Cruveilhier	4 ans.
Béclard	4 ans.
Debierre, Paulet, Poirier	Vers la 3[e] année.
Testut	4 à 5 ans.
D'après nos recherches	2 ans 1/2 à 3 ans 1/2.

3[e] cunéiforme.

R. et Renault	3 à 4 ans.
Testut	4 à 5 —
Debierre	12 à 15 mois.
Cruveilher, Kœlliker	3 à 4 ans.
Sappey, Poirier	1 an.
D'après nos recherches	De 6 mois à 1 an 1/2.

Les limites que nous assignons ici aux époques d'apparition des points d'ossification, en ce qui concerne nos recherches person-

nelles, sont les limites qui nous ont paru extrêmes. Il est certain que, en prenant l'époque intermédiaire à ces deux dates extrêmes on a en général la période où cette ossification débute le plus souvent.

En ce qui concerne l'ossification des grands os longs des membres, nos recherches n'ont fait, en bien des points, que confirmer celles de nos devanciers.

L'étude de l'ossification diaphysaire de ces os nous a néanmoins permis de mettre en lumière quelques points intéressants, tels que l'évolution précoce *de la forme des extrémités des points diaphysaires, le développement du petit trochanter du fémur aux dépens du point diaphysaire.*

L'étude des points épiphysaires nous a permis de faire ressortir la différence qu'il existait entre le grand et le petit trochanter, le premier étant entièrement d'origine épiphysaire et le second n'ayant qu'un revêtement osseux épiphysaire insignifiant.

La connaissance de ces points épiphysaires, ne peut guère nous servir à établir une homologie entre les divers os du membre supérieur et du membre inférieur, car les fonctions différentes de ces segments ont amené, sans doute pendant l'évolution phylogénique, les modifications que l'on constate actuellement; c'est ainsi qu'à ce point de vue nous voyons l'extrémité inférieure de l'humérus présenter quatre points épiphysaires (dont un seul il est vrai est réellement important, le point condylien), alors que l'extrémité inférieure du fémur n'en présente qu'un seul. La même imprécision existe en ce qui concerne les extrémités supérieures du fémur et de l'humérus, et l'homologie des os de la jambe et de ceux de l'avant-bras. Il est certain que l'étude de l'anatomie comparée de ces formations montre des faits autrement importants que celle de l'ossification de ces segments chez l'homme.

Enfin nous pouvons, pour terminer, faire ressortir les deux faits suivants :

1° la précocité avec laquelle les points d'ossification esquissent la forme définitive des saillies qu'ils doivent donner pour arriver à la forme de l'os adulte;

2° les variations qu'il y a dans l'ossification suivant chaque individu; on ne peut pas dire chez un sujet normal l'ossification débute dans tel segment à tel âge. Il y a des différences qui tiennent à des causes connues tels que les faits d'ossification précipitée ou retardée par certains états pathologiques; à côté il en est d'autres qui tiennent à des causes moins connues encore mais dont l'étude a déjà été commencée et pourra être facilement continuée, je veux parler de l'influence de la longueur du segment ou de la longueur de ses segments sur l'ossification épiphysaire (Variot).

L'apparition des points d'ossification présente d'autant moins de variabilité qu'on a affaire à une ossification se rapprochant de la naissance, c'est là un fait bien établi pour nous.

Dès qu'on a affaire à des points d'ossification qui se développent après la seconde année, on observe des écarts assez grands (un à deux ans) entre la date d'apparition chez tel ou tel individu, et à mesure qu'on a affaire à des points d'ossification plus tardifs les écarts sont de plus en plus grands. C'est ainsi que tous les points épiphysaires qui apparaissent après la neuvième année présentent des écarts considérables (quatre à six ans) suivant les individus.

Contribution à l'étude morphologique des Artères des Capsules surrénales de l'Homme

Par Georges GÉRARD

Les recherches que je poursuis depuis plus de dix années sur les circulations des reins et des capsules surrénales ont été rapportées dans une série de travaux dont les conclusions sont généralement acceptées. Les résultats que je consigne aujourd'hui sont, dans mon esprit, destinés à mettre au point certaines dispositions relatives à la circulation artérielle des capsules surrénales[1]. Bien qu'ils aient été résumés déjà dans mon *Manuel d'Anatomie*[2], il m'a semblé intéressant d'entrer dans le détail pour justifier certaines de mes descriptions, qui ont pu paraître, sinon originales, du moins différentes de la plupart de celles des classiques.

Quand on étudie les vaisseaux des reins et des capsules surrénales, on s'aperçoit vite qu'il est impossible d'arriver à une conclusion quelconque avant d'avoir examiné avec une attention minutieuse et d'avoir comparé les unes aux autres un très grand nombre de préparations. Sans ces restrictions, on est rapidement tenté de prendre pour la règle ce qui n'est que l'exception et de généraliser hâtivement en se fondant sur des cas particuliers : ceux-ci sont tellement fréquents que, sans paradoxe, on peut affirmer qu'il n'existe jamais deux dispositions exactement superposables.

1. Dans un travail prochain, j'étudierai leur circulation veineuse.
2. Aux articles : capsulaire inférieure, p. 267 et artères des capsules surrénales, p. 1141.

On ne doit donc pas s'attendre à trouver, dans ce mémoire, autre chose qu'un essai de description générale fondé sur celles des dispositions qui m'ont paru le plus fréquentes. On ne sera pas non plus surpris de voir placées à peu près au même plan les aspects morphologiques considérés comme types, les variétés et même les anomalies.

C'est en procédant de cette manière que je suis arrivé à opposer

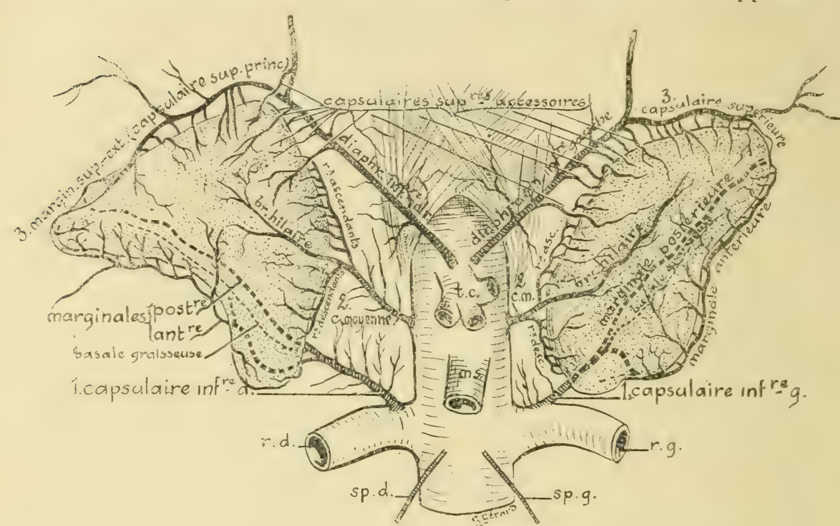


Fig. 1. — Figure de démonstration destinée à montrer la répartition *idéale* et la distribution des trois artères capsulaires, à droite et à gauche.

SCHÉMA GÉNÉRAL.

1. Capsulaire inférieure
   - *a*) collatérales grêles.
   - *b*) terminales
     - marginales
       - postérieure.
       - antérieure.
     - graisseuse basale.
2. Capsulaire moyenne
   - *a*) collatérales grêles.
   - *b*) terminales
     - ascendantes.
     - descendantes.
     - hilaires.
     - postérieures.
3. Capsulaires supérieures
   - accessoires (nombreuses).
   - principale (unique).

Ce plan général ne peut être accepté que dans un seul but : celui de servir de base aux cas particuliers. La lecture du texte donnera, je l'espère, cette impression que les artères surrénales sont des plus variables dans leurs origines et leurs branches : caractère propre à la circulation des capsules surrénales aussi bien qu'à celle des reins.

c.m., capsulaire moyenne; *t.c.*, tronc cœliaque; *m.s.*, mésentérique supérieure; *r.d.*, *r.g.*, rénales, droite et gauche; *sp.d.*, *sp.g.*, génitales internes, droite et gauche.

la variabilité des troncs artériels principaux à la stabilité de leurs terminaisons. J'informe encore mon lecteur qu'il rencontrera peut-

être quelques détails intéressants dans les passages qui traitent des relations artérielles entre les circulations de la capsule graisseuse du rein et de la base de la surrénale.

ARTICLE PREMIER

OBSERVATIONS PERSONNELLES ET STATISTIQUE

(d'après l'examen de 111 sujets)[1].

I. — L'Artère capsulaire inférieure.

A. *Elle est* unique *et émerge de la* rénale du côté auquel elle se distribue.

1° Le plus souvent, elle naît de la rénale au voisinage de l'aorte.

Cette émergence précoce se fait :

a) Contre l'aorte, dans l'angle qu'elle forme avec la rénale

		à droite	à gauche	
à une distance de 0 à 10 millimètres de l'aorte.		36	51	
Elle peut se faire : au même niveau que la rénale.				
b) Sur une rénale supplémentaire aboutissant au hile.		2	»	
c) Sur une rénale supplémentaire extra-hilaire.	44	5	2	57
d) Sur la rénale par un tronc commun avec la capsulo-adipeuse antéro-supérieure[2].		»	3	
e) Par un tronc commun capsulo-diaphragmatique.		1	1	
A reporter.		44	57	

1. Je me suis servi, pour cette étude, de ma collection personnelle de reins, le numéro des observations suivant l'ordre dans lequel les pièces avaient été classées. On ne s'étonnera donc pas de la discordance entre le nombre de celles-ci et celui des capsules ou de leurs artères. Au début de mes recherches, je m'étais exclusivement occupé des reins et de leurs vaisseaux ; dans la suite, alors même que je conservais les capsules autant que possible, il est arrivé que, pour des raisons diverses, celles-ci ne pouvaient-être respectées. — Il y a toujours intérêt à étudier d'abord *in situ* les organes et leurs pédicules vasculaires.

2. Voir plus loin comment il faut entendre cette désignation.

		à droite	à gauche	
Report.		44	57	
Remarque. — On peut admettre que, lorsque la capsulaire inférieure naît d'une autre artère que la rénale, son niveau d'émergence ne varie pas; il répond au voisinage immédiat de l'aorte.				
2° Elle naît de la rénale à mi-chemin entre l'aorte et le rein (ÉMERGENCE MOYENNE).	15	10	2	9
3° Elle naît de la rénale, tardivement (ÉMERGENCE TARDIVE), contre le bord interne du rein.				
a) Généralement de la branche antéro-supérieure de la rénale.....		5	4	
b) Exceptionnellement de la rénale elle-même.		»	1	
c) D'une rénale supplémentaire extra-hilaire[1].		»	2	
A'. *La capsulaire inférieure est unique, mais émerge directement* DE L'AORTE :				
a) A plusieurs millimètres au-dessus de l'émergence de la rénale.	3	2	6	11
b) Au même niveau qu'elle, mais au-devant d'elle.		1	3	
c) A 6 millimètres au-dessous de la rénale.		»	1	
d) Par un tronc commun avec la spermatique gauche.		»	1	
B. *La capsulaire inférieure est* DOUBLE.				
1° Les deux capsulaires naissent du tronc même de la rénale.				
a) Elles sont contiguës, émergeant toutes deux dans l'angle formé par l'aorte et l'artère rénale.	12	1	1	2
b) La première émerge près de l'aorte, la seconde plus ou moins près du rein.		11	1	
N° **145** (femme adulte). L'artère rénale droite, unique, donnait deux collatérales capsulaires inférieures ; la première en émergence moyenne, fournissait la marginale				
A reporter.	12	74	79	

1. Une fois par une origine double (fig. 4).

	à droite		à gauche	
Report.	12	74	79	

postérieure; la seconde se bifurquait en une rénale supplémentaire perforante et une marginale antérieure.

2° La première naît de la rénale contre l'aorte; la seconde de sa branche antéro-supérieure, contre le hile. 2 | 2 | 2 | 2

Fig. 2. — *Duplicité des artères capsulaires inférieures des deux côtés* (sujet masculin adulte, obs. 141. Vue postérieure). — Comme on l'observe souvent, cette duplicité semble en corrélation immédiate avec celle des artères rénales, ici doubles des deux côtés.

Du côté droit. — *c.i.1.*, émerge précocement; *c.i.2.*, la capsulaire inférieure se dédouble en : *a*) marginale postérieure qui fournit des rameaux à la face postérieure de la capsule et à la graisse; *b*), inter-capsulo-rénale, qui, après avoir donné des branches graisseuses, se bifurque en marginale antérieure et capsulo-adipeuse antéro-supérieure (en pointillé).

Du côté gauche. — *c.i.1.*, première capsulaire inférieure est tôt bifurquée en : *a*) branche capsulaire pour l'angle inférieur de la capsule; *b*) capsulo-adipeuse postérieure. — *c.i.2.*, présente la disposition habituelle. Elle se divise en ses deux marginales, antérieure et postérieure, qui abandonnent des rameaux capsulaires ascendants et des rameaux graisseux.

3° La première naît de la rénale; la seconde d'une rénale supplémentaire. 5 | 5 | 2 | 2

N° **119.** — Sujet masculin adulte.

Du côté droit, il existait deux artères rénales : la supérieure, supplémentaire passant AU-DEVANT de la veine cave; l'inférieure en place normale. Des deux capsulaires inférieures : la principale naissait directement de l'aorte à 5 millimètres au-dessus de l'émergence de la rénale

A reporter.	19	81	83	4

	à droite		à gauche	
Report.	19	81	83	4

supplémentaire; — l'accessoire, grêle, naissait de la rétro-pyélique de la rénale normale et atteignait la capsule en montant contre le bord interne du rein.

Dans l'obs. **180** (sujet féminin adulte), la duplicité de l'artère capsulaire inférieure du côté droit était corrélative à la duplicité de deux artères rénales gagnant parallèlement le rein; naissant séparément de chacune d'elles, la plus inférieure se rendait à la face antérieure de la capsule; la supérieure à la face postérieure.

Dans l'obs. **141** (sujet masculin adulte), cette disposition était bilatérale (fig. 2).

	à droite		à gauche	
4° Elles émanent toutes deux, l'une précoce, l'autre tardive, d'une rénale supplémentaire.	3	3	»	
5° Elles naissent l'une et l'autre d'artères rénales extra-hilaires.		1	»	
6° La première naît de la rénale contre l'aorte; la seconde directement de l'aorte au-devant de la rénale		2	»	
au-dessous de la rénale gauche.	28	»	1	5
7° La première naît de la rénale, la seconde d'un tronc commun avec la spermatique droite.		1	»	
8° La première vient d'une branche de la rénale, la seconde de l'aorte.		3	»	

Dans l'obs. **169** (adulte masculin), du côté droit : la première capsulaire inférieure, née directement de l'aorte, fournissait une succession d'arborisations qui s'étageaient suivant le bord interne; la seconde, à émergence moyenne, donnait les deux marginales et une graisseuse inter-capsulo-rénale.

Du côté gauche : les deux capsulaires inférieures naissaient l'une contre l'autre, de la rénale gauche tout contre l'aorte. La distribution de leurs branches se faisait comme à droite.

	à droite	à gauche
A reporter.	91	84

		à droite	à gauche
Report.		91	84

Remarques. — Dans les cas de duplicité de la capsulaire inférieure, 1° la capsulaire à émergence précoce fournit : *a*) principalement au bord postérieur de la base de la capsule par la *marginale postérieure*; *b*) accessoirement, une ou plusieurs artérioles qui se répandent sur la face postérieure et le bord interne.

II. — La seconde capsulaire, surtout quand elle



Fig. 3 (sujet féminin, soixante-deux ans, obs. 51). — Les surrénales, droite et gauche, avaient envahi la face antérieure du rein et y adhéraient intimement.

La capsule droite, ici représentée, était particulièrement large : sa lame prérénale, mince, recevait sa vascularisation de trois capsulaires inférieures, issues d'une rénale droite supplémentaire. La capsulaire moyenne *c.m.* provenait de la diaphragmatique inférieure.

a une émergence juxta-rénale, fournit principalement au bord antéro-inférieur par la *marginale antérieure*, accessoirement à la graisse inter-capsulo-rénale par des rameaux des marginales ou par une *artère graisseuse basale indépendante*.

C. *La capsulaire inférieure est* TRIPLE.

1° Les trois artères émergent :

		à droite	à gauche
a) de la rénale.	8	7	»
b) d'une rénale supplémentaire (fig. 3).		1	»
A reporter.	8	99	84

		à droite	à gauche
Report.	8	99	84
2° Deux capsulaires inférieures viennent de la rénale; la troisième :			
a) de l'aorte,	10	1	»
b) de la spermatique droite.		1	»

Dans l'obs. **57**, adulte masculin, soixante ans, l'artère rénale droite était unique, mais à bifurcation précoce; elle fournissait trois capsulaires inférieures : 1° la capsulaire répondant à l'artère normale, émergeant près de l'aorte; 2° la deuxième naissant de la branche supérieure de la rénale non loin de la précédente et fournisnissant deux extra-hilaires au pôle supérieur du rein; 3° la troisième naissant d'une collatérale de la précédente, fournissant la marginale antérieure et une capsulo-adipeuse. Toutes les trois étaient très ramifiées. Malgré cette multiplicité, les capsulaires moyenne et supérieure avaient leur disposition normale.

Obs. **198**. — Adulte féminin, soixante-dix neuf ans. — Triplicité à droite : duplicité à gauche.

Du côté droit : la première capsulaire inférieure, issue de la rénale, fournit trois branches dont la marginale postérieure volumineuse et une capsulaire postérieure pour la face postérieure; la seconde est inter-capsulo-rénale, graisseuse; la troisième, marginale antérieure. Il n'y a pas de capsulaire moyenne.

Du côté gauche : deux capsulaires inférieures : *a*) la première de l'aorte, contre la rénale; *b*) la supplémentaire, naissant d'un tronc commun avec la spermatique gauche. La capsulaire moyenne gauche naît du flanc gauche du tronc cœliaque.

	à droite	à gauche
D. *La capsulaire inférieure est* QUADRUPLE.	3	»

Obs. **112**. — Sujet masculin, soixante ans.

Du côté droit, deux artères rénales, l'inférieure en situation très basse. De la rénale principale et de ses

	à droite	à gauche
A reporter.	104	84

	à droite	à gauche
Report.	104	84

branches, émergent les quatre capsulaires inférieures; la première contre l'aorte; la deuxième de la rénale à 6 millimètres de l'aorte; la troisième de la branche de bifurcation antérieure au voisinage du bord interne. La capsulaire moyenne manque. Les capsulaires supérieures sont normales.

Obs. **128**. — Sujet masculin adulte.

La rénale droite est unique; elle donne par son bord

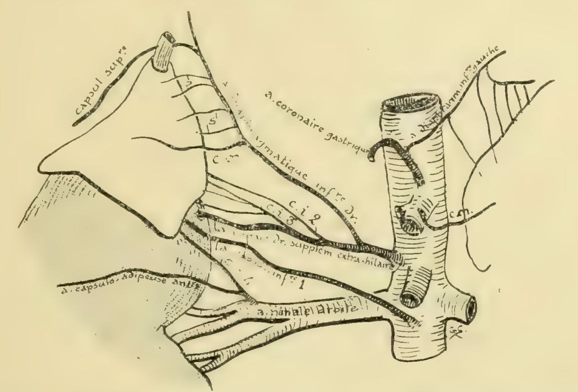


Fig. 4. — *Multiplicité des capsulaires inférieures droites* (sujet masculin, adulte, obs. 194). — Toutes les artères principales proviennent d'un tronc volumineux émergeant de l'aorte entre le tronc cœliaque et la mésentérique supérieure : c'est une rénale supplémentaire extra-hilaire. — Par son bord supérieur, elle donne successivement : la diaphragmatique dont la branche la plus inférieure volumineuse est la capsulaire moyenne hilaire les 2e et 3e capsulaires inférieures, *c. i. 2* et *c. i. 3*. — Accessoirement, deux autres capsulaires inférieures naissent : de l'aorte (1), de la branche antéro-supérieure de la rénale (4) par un tronc commun avec la capsulo-adipeuse antéro-supérieure.

Du côté gauche, il n'y a pas de capsulaire inférieure; la surrénale moyenne naît de la splénique près de son origine; la diaphragmatique inférieure émerge d'une coronaire stomachique naissant isolément de l'aorte.

supérieur trois collatérales; *a*) la capsulaire inférieure à émergence précoce (à 1 centimètre de l'aorte); *b*) une rénale extra-hilaire, qui abandonne : 1° contre l'artère principale un rameau capsulaire inférieur; 2° contre le rein une véritable récurrente capsulaire inférieure : *c*) une quatrième capsulaire inférieure à émergence moyenne.

A reporter.	104	84

	à droite	à gauche
Report.	104	84

Obs. **194**. — Sujet masculin, adulte (fig. 4).

E. *Les capsulaires inférieures sont* MULTIPLES.

Elles proviennent :

	à droite	à gauche
1° de la rénale et d'une rénale supplémentaire.	2	3
2° de la rénale et d'une capsulo-adipeuse.	1	4

Remarque. — Cette disposition est surtout appréciable chez les sujets jeunes. Elle doit, chez l'adulte, être beaucoup plus fréquente que ne le montre la statistique. — Si la multiplicité semble rare chez l'adulte, il faut probablement l'attribuer aux difficultés des injections et surtout de la dissection dans une région comme les confins de la base de la capsule et du pôle supérieur du rein où le tissu conjonctif est dense, le tissu graisseux difficile à délaminer. — (Je reviendrai plus loin sur l'importante question de la vascularisation artérielle dans l'espace graisseux inter-capsulo-rénal.) — On peut également se demander si chez les sujets jeunes, les artères présentent bien des caractères définitifs; certaines de leurs branches restant par la suite rudimentaires, certaines autres au contraire se développant davantage. Aux premiers âges de la vie, il est souvent impossible de faire la distinction entre la capsulo-adipeuse antéro-supérieure et la marginale antérieure, une ou deux artérioles étant coincées pour ainsi dire entre la face antérieure du rein et le bord antéro-inférieur de la capsule très volumineuse,

C'est seulement assez tard (de la troisième à la sixième année) que la *capsulo-adipeuse* acquiert son indépendance, semblant s'abaisser par développement inégal du rein et de la surrénale, restant en réalité

	à droite	à gauche
A reporter.	107	91

	à droite	à gauche
Report.	107	91
à la place qu'elle occupe dès son apparition pour assurer exclusivement l'irrigation de la graisse périrénale. Ce n'est qu'accessoirement et d'une manière inconstante qu'elle fournit encore des artérioles d'importance variable à la base et à la partie inférieure des deux faces de la capsule surrénale.		
3° D'une branche provenant : de l'aorte; de rameaux d'une capsulo-adipeuse, variation, par déplacement d'émergence de la branche principale, de la disposition précédente (fig. 5).	4	»
Total.	111	91

Dans l'obs. **203**, sujet masculin adulte, la multiplicité des capsulaires se présente de la façon suivante : Du côté droit, l'artère rénale droite est unique. La capsulaire inférieure principale émerge de l'aorte tout près de l'origine de la rénale, fournit la marginale postérieure et des artérioles capsulaires postérieures; les surrénales inférieures accessoires se présentent comme des branches ascendantes multiples (la dissection en a conservé huit émanant du bord supérieur d'une capsulo-adipeuse volumineuse émergeant de la rénale tout près de l'aorte).

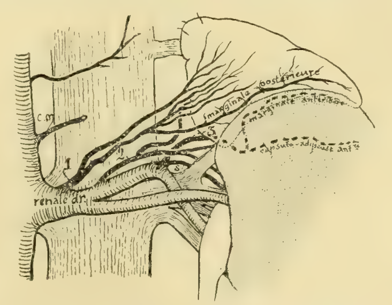


Fig. 5. — *Capsulaires inférieures multiples* (sujet masculin, soixante ans, obs. 57). Vue postérieure de la capsule droite). — La capsulaire inférieure principale, 1, fournit la marginale postérieure et toutes ses autres branches à la face postérieure. L'artère 3, née d'un tronc commun avec une rénale supplémentaire, *s*, se bifurque en capsulo-adipeuse antérieure et marginale antérieure.

F. L'ABSENCE *des capsulaires inférieures* n'a été observée qu'à gauche, et 7 fois sur 112 sujets.

Remarque. — Dans les cas où la capsulaire inférieure manque, la suppléance artérielle est largement assurée par les artères voisines et particulièrement par la capsulaire moyenne, dont les branches postérieures, anormalement longues, arrivent à fournir

tant la marginale antérieure que la postérieure (l'une des deux terminales s'insinuant sous la base de la capsule et devenant marginale antérieure à sa terminaison).

II. — L'artère capsulaire moyenne.

	à droite	à gauche
A. — *La capsulaire moyenne est* UNIQUE.		
1° Elle émerge de l'aorte :		
a) Sur le bord latéral de l'aorte correspondant à la capsule, à la hauteur de la première vertèbre lombaire, sur le même niveau que le tronc cœliaque, un peu au-dessus ou un peu au-dessous de lui.	43	40
b) Son origine est basse, près de l'émergence de la rénale et de la capsulaire inférieure.	2	1
c) Son origine est très basse, de 4 à 15 millimètres	1	1
au-dessous de l'origine de la rénale qui est normale.	1	4
La capsulaire moyenne en ÉMERGENCE BASSE, atteint sa place en suivant une direction ascendante, oblique en dehors *à droite*; presque verticale *à gauche*. Elle passe successivement au-devant de la rénale, puis au-devant de la capsulaire inférieure.		
2° Elle est unique, mais provient du tronc cœliaque[1].		
Obs. 80. — Adulte masculin. La capsulaire moyenne gauche, naissant du tronc cœliaque, donnait toutes ses branches à la face antérieure de la capsule. La capsulaire inférieure était absente. Par cette disposition rare, était assurée la vascularisation artérielle de plus de la moitié inférieure de l'organe.		
3° Elle provient de la diaphragmatique inférieure.	1	5
Apparaissant tout près ou plus ou moins près de l'émergence de cette artère, elle peut en être consi-		
A reporter.	48	51

1. Où d'une de ses branches, la splénique (fig. 4).

	à droite	à gauche
Report.	48	51
dérée comme la collatérale la plus inférieure par son volume, sa direction et sa distribution.		
4° Elle naît de la rénale par un tronc qui se bifurque précocement.	1	»
B. *La capsulaire moyenne est* DOUBLE.		
a) Les deux artères naissant de l'aorte.	»	6
b) L'une émergeant de l'aorte, et se terminant par la marginale postérieure; l'autre du tronc cœliaque et devenant *artère hilaire*.	»	1
c) L'inférieure de l'aorte; la supérieure représentée par la collatérale la plus inférieure de la diaphragmatique inférieure.	1	»
Remarque. — Le nombre des capsulaires moyennes doubles paraîtra sans doute et avec quelque apparence de raison bien faible : pour peu qu'on ait pratiqué la dissection de la région cœliaque et de ses confins, on se dira que ce nombre est incapable d'évaluer la fréquence, pour ne pas dire la constance, de la multiplicité des artérioles capsulaires moyennes. La disposition la plus courante est la suivante : IL EXISTE UNE ARTÈRE CAPSULAIRE MOYENNE PRINCIPALE, *côtoyée par une série de capsulaires moyennes accessoires,* mais si grêles, que leur dissection est d'autant plus difficile qu'elles irriguent en même temps qu'une partie des capsules, les ganglions lymphatiques et nerveux, la graisse et le tissu conjonctif ambiants. Elles n'arrivent à la capsule — surtout à droite — qu'à l'état de ramuscules insignifiants et impossibles à autonomiser.		
C. *La capsulaire moyenne est* TRIPLE. — Deux branches se rendant à la face postérieure, la troisième se distribuant au bord interne.	»	1
A reporter.	50	59

	à droite	à gauche
Report.	50	59
D. *La capsulaire moyenne est* QUADRUPLE. — *a*) Les quatre capsulaires moyennes naissant de l'aorte.	»	1

Dans un cas observé sur un sujet féminin adulte (Obs. **145**), la capsulaire inférieure gauche était absente. Du côté droit, la capsulaire moyenne droite provenait de la diaphragmatique inférieure.

	à droite	à gauche
b) La deuxième et la quatrième naissant de l'aorte; la première du tronc cœliaque, la troisième de la mésentérique supérieure et se distribuant à la face antérieure et au bord interne.	»	1
E. *Elle provient comme* COLLATÉRALE D'UN TRONC COMMUN A LA PLUPART DES CAPSULAIRES.	4	7
F. *Elle est* ABSENTE.	8	5
Total.	62	73

Remarques. — I. Dans le cas où la capsulaire moyenne manque, les artérioles qui sont chargées d'irriguer son territoire habituel sont fournies par les capsulaires voisines : une, deux ou plusieurs capsulaires inférieures; rameaux descendants des capsulaires supérieures, tronc commun capsulo-diaphragmatique, etc.

L'absence complète répond généralement à la fois : à une anomalie d'origine de la capsulaire inférieure et même des capsulaires supérieures; à un développement plus considérable de la capsulaire inférieure; à la multiplicité de ses branches, etc.

II. La distinction morphologique entre les capsulaires inférieures et la capsulaire moyenne n'est pas toujours aisée; parfois, elle est purement conventionnelle. (Dans l'obs. 121 par exemple, sujet féminin adulte — j'admets la duplicité de la capsulaire inférieure droite en me fondant sur l'émergence des deux artères naissant toutes deux l'une contre l'autre dans l'angle formé par l'aorte et l'artère rénale. La plus élevée de ces deux artères n'est pas la capsulaire moyenne à cause de la répartition de ses branches le long du bord postéro-inférieur de la capsule.)

[Pour des raisons qu'on trouvera exposées plus loin, je n'ai pas établi de statistique pour les *artères capsulaires supérieures*. J'ai simplement relaté certaines de leurs variations après avoir établi leur disposition la plus habituelle.]

ARTICLE DEUXIÈME

ÉTUDE DESCRIPTIVE DES ARTÈRES CAPSULAIRES

La description des artères capsulaires est actuellement figée dans la formule classique suivante : chacune des surrénales est irriguée par trois artères principales : une supérieure qui vient de la diaphragmatique inférieure (quelques rares auteurs mentionnent des capsulaires supérieures accessoires); — une moyenne qui vient de l'aorte; — une inférieure, qui vient de la rénale.

Mes recherches personnelles m'ont amené à préciser un certain nombre de particularités sur lesquelles j'attire l'attention dès maintenant :

1° Origine la plus fréquente de la capsulaire inférieure, au voisinage immédiat de l'aorte;

2° Existence constante d'une capsulaire supérieure principale et de capsulaires supérieures accessoires multiples;

3° Existence d'un cercle artériel péri-capsulaire complet et superficiel;

4° Importance des connexions des capsulaires : *a*) avec la circulation du rein; *b*) avec celle de l'atmosphère graisseuse du rein.

Je passerai successivement en revue : la description des artères capsulaires, de leur distribution et de leurs variations; celle de leurs terminaisons et de leurs anastomoses.

I. — Description de l'artère capsulaire inférieure.

Je considère la capsulaire inférieure comme l'*artère principale des surrénales*. A elle seule, elle assure l'irrigation de la partie la

plus épaisse de la glande; c'est elle qui a les collatérales les plus nombreuses et les plus importantes par leur volume.

Les classiques la décrivent comme une artère unique, tant à droite qu'à gauche. Il faut tout de suite apporter une restriction à cette notion trop générale et dire :

La capsulaire inférieure est le plus souvent unique : 62 fois sur 111 cas à droite (soit dans 52,25 p. 100 des cas); 77 fois sur 98 cas à gauche (soit dans 74, 50 p. 100 des cas). Elle figure la première collatérale de chacune des artères rénales; à droite comme à gauche, elle *émerge généralement du bord supérieur de cette artère, tout à fait au voisinage du bord latéral de l'aorte.*

Les chiffres statistiques ont montré que cette émergence précoce est de beaucoup la plus fréquente, même dans les cas où son origine se fait sur une artère autre que la rénale[1].

L'ÉMERGENCE TARDIVE de la capsulaire inférieure UNIQUE n'a été vue que 12 fois sur 209 organes; 5 fois sur 111 à droite (soit 4,55 p. 100); 7 fois sur 98 à gauche (soit 7 p. 100). Elle coïncide généralement avec la division tardive de la rénale elle-même et prend naissance sur la branche antéro-supérieure.

La capsulaire inférieure, unique, à émergence précoce monte obliquement en dehors pour gagner par le plus court chemin l'extrémité inféro-interne de la glande. — A *gauche*, elle se glisse immédiatement derrière elle. — A *droite*, elle y arrive en passant *toujours* derrière la veine cave inférieure. Arrivées contre la surrénale, chacune des capsulaires inférieures se divise en un nombre variable de terminales au premier rang desquelles il faut placer les rameaux que j'ai appelés : les *marginales, antérieure et postérieure*, qui sont constantes et une artériole : la *graisseuse basale*, inconstante, qu'on observe parfois sinuant entre les deux marginales.

DISTRIBUTION DE LA CAPSULAIRE INFÉRIEURE, COLLATÉRALES ET TERMINALES. — Les collatérales sont aussi nombreuses que peu impor-

1. Cette notion est en contradiction avec la description de la plupart des classiques qui la font naître tout contre le rein, de la rénale ou de sa branche de division supérieure. La figure 229 (p. 260) de mon *Manuel d'Anatomie*, empruntée à une planche du professeur Farabeuf, montre que le maître lui-même a consacré cette erreur classique. Je tiens d'ailleurs à faire remarquer que les descriptions rapportées aujourd'hui dans ce travail sont exactement conformes à celles de mon *Manuel* (voyez articles : capsulaire inférieure (p. 267); artères des capsules surrénales (p. 1141).

tantes; on ne peut apprécier leur multiplicité que sur les radiographies de pièces empruntées à des sujets très jeunes et dont les injections ont été particulièrement réussies; ces ramuscules se rendent aux tissus et aux organes — nerfs et ganglions nerveux, ganglions lymphatiques — qui encombrent la région cœliaque et aux parois de cette région, surtout aux piliers du diaphragme; les artérioles des piliers sont les seules qu'il soit quelquefois possible de suivre avec le scalpel.

1. — Capsulaire inférieure gauche unique.

Son origine, son trajet et ses branches sont beaucoup plus constants que ceux de sa congénère de droite.

La description suivante embrasse la généralité des cas.

Née du bord supérieur de la rénale ou d'une de ses branches supplémentaires contre l'aorte ou à une faible distance de l'aorte, généralement de l'artère se trouvant au voisinage le plus immédiat de l'extrémité inférieure de la languette capsulaire gauche, elle monte obliquement en dehors et en arrière pour se placer derrière le coin inférieur de la capsule.

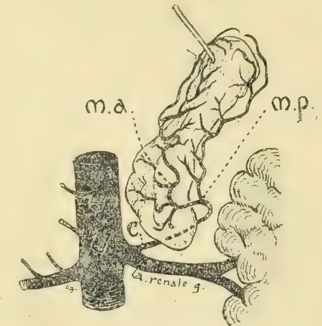


Fig. 6. — *Distribution normale de la capsulaire inférieure.* — L'artère capsulaire inférieure gauche, *c*, précoce et courte, passe derrière l'angle inférieur de la capsule et se bifurque en marginale postérieure, *m. p.*, et marginale antérieure, *m. a.*

N° 149 (sujet jeune). — On a fait basculer la glande en arrière de façon à bien mettre sa face rénale en évidence.

Après avoir fourni un certain nombre de ramuscules très grêles, principalement au pilier gauche du diaphragme, elle se divise plus ou moins tôt, à la face postérieure de la capsule, en deux branches : *marginale postérieure* et *marginale antérieure* (fig. 6), n° 149.

a) La marginale postérieure continue immédiatement la direction de la capsulaire inférieure, en suivant exactement le bord postérieur de la base de la capsule; dans ce trajet, elle abandonne des *collatérales* appréciables : les unes, *antéro-internes*, s'insinuent sous la base de la capsule; les autres, *postérieures*, remontent sur sa face postérieure. — A sa terminaison, la marginale postérieure s'anas-

tomose par des rameaux grêles avec les terminaisons de la capsulaire supérieure principale.

b) La MARGINALE ANTÉRIEURE, toujours moins développée que la précédente, émerge derrière la capsule; elle n'atteint sa place qu'en décrivant une courbe à concavité postérieure, correspondante à la partie tout inférieure de la base. Elle se place ensuite le long du bord antéro-inférieur de cette base qui la cache généralement dans la majeure partie de son trajet. Elle émet des *collatérales* : les unes *postéro-internes*, pour la base de la capsule; les autres *antérieures et ascendantes* qui apparaissent sur sa face antérieure, après avoir contourné le bord antéro-inférieur.

c) Habituellement, les marginales, exclusivement destinées à la base et à une ou deux faces de la capsule dans sa partie basse, ne fournissent pas à la graisse inter-capsulo-rénale. La vascularisation de cette graisse est assurée par une troisième ramification, inconstante, qu'on peut appeler ARTÉRIOLE GRAISSEUSE BASALE qui s'étend entre les deux marginales et qui peut envoyer de fins ramuscules à la base.

2. CAPSULAIRE INFÉRIEURE DROITE UNIQUE.

Née du bord supérieur de la rénale ou d'une de ses branches supplémentaires, contre l'aorte ou à une faible distance de l'aorte, elle se dirige presque horizontalement en dehors, en passant derrière la veine cave inférieure; elle gagne l'angle inférieur de la surrénale à la face postérieure de laquelle elle se place pour se diviser en ses terminales. — Dans son trajet rétro-veineux, elle fournit : *a*) à la portion intercostale droite du diaphragme et à son pilier droit; *b*) aux ganglions lymphatiques; *c*) aux ganglions nerveux. Tous ces ramuscules sont très grêles, mais souvent en nombre considérable. Bien visibles chez le fœtus et le jeune enfant, après une injection pénétrante bien réussie, ces filets, tout comme à gauche, sont extrêmement difficiles à découvrir et à suivre chez l'adulte : perdus dans une gangue de tissu conjonctif dense, ils sont inextricablement emmêlés au milieu des filets nerveux para-aortiques, de ceux surtout qui se dirigent vers le hile du rein.

Les *terminales-marginales* — peuvent être rapprochées de celles de la capsulaire inférieure gauche.

3. Terminales de la capsulaire inférieure.

Elles se présentent sous trois types : dans chacun d'eux, on retrouve toujours la marginale postérieure.

Premier type. — La marginale postérieure existe seule; continuant la direction de son artère d'origine, elle fournit à toute la base, puis se plaçant à la face postérieure de la capsule, devient capsulaire postérieure, dont les collatérales sont généralement bien développées.

Deuxième type. — Il existe deux marginales, qui vascularisent la base, la partie inférieure des deux faces de la capsule, et qui abandonnent des ramuscules à la graisse inter-capsulo-rénale.

Troisième type. — Trois collatérales : la principale, marginale postérieure, cotoyée par la graisseuse basale, elle-même longée par la marginale antérieure. Ces trois artères basales donnent des rameaux aux deux faces de la glande et des ramuscules à la graisse inter-capsulo-rénale.

Remarque. — A droite comme à gauche, c'est la base des surrénales qui est toujours la plus vascularisée. L'abondance de ses artères tient vraisemblablement à la proximité de la graisse inter-capsulo-rénale. Je reviens plus loin sur l'importante question de savoir quelles sont les relations artérielles entre la surrénale et la capsule graisseuse du rein.

Cas particuliers. — 1° La capsulaire inférieure monte directement, non en arrière, mais sur la face antérieure, fournissant l'artère hilaire (ordinairement collatérale de la capsulaire moyenne); dans ces cas, la vascularisation de la base est assurée : *a*) soit par une capsulaire inférieure supplémentaire; *b*) soit, quand la capsulaire inférieure est unique, par une ou deux marginales émanées de la capsulaire moyenne.

2° Quand la capsulaire inférieure est double : *a*) c'est la capsulaire inférieure naissant le plus près de l'aorte qui fournit la marginale postérieure; *b*) la capsulaire inférieure externe ou juxta-rénale donne la marginale antérieure.

3° Une des marginales, le plus souvent l'antérieure, est en relation avec la capsulo-adipeuse antérieure, qui est une de ses collatérales ou dont elle est la collatérale principale.

4° VARIATIONS DES CAPSULAIRES INFÉRIEURES.

Les capsulaires inférieures peuvent varier :

1° Dans leur origine, qui anormalement s'effectue sur des artères toujours placées dans le voisinage immédiat de la rénale : aorte abdominale, rénales supplémentaires (fig. 7), capsulo-adipeuses, génitale interne. — Toutes les capsulaires ou le plus grand nombre d'entre elles peuvent également naître par un tronc commun (voir plus loin).

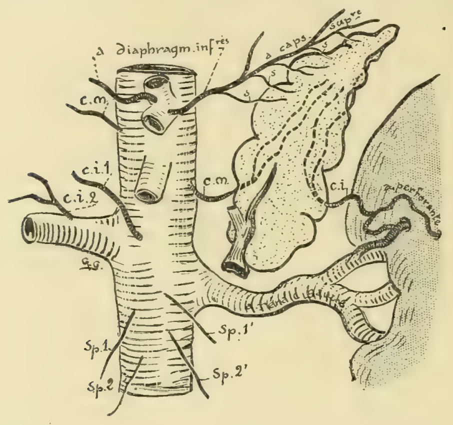


Fig. 7. — Sujet adulte, obs. 27. A gauche : *Capsulaire inférieure naissant de la confluence de deux perforantes rénales.* — A droite : *Capsulaire inférieure double.* — Multiplicité des artères spermatiques.

Remarque. — Les variations d'origine sont comme celles de nombre, beaucoup plus rares à gauche qu'à droite. Cette constance relative de la capsulaire gauche peut être due à la proximité plus immédiate de la surrénale gauche et de son artère ; on peut à son sujet rappeler la fixité tout à fait remarquable de la veine capsulaire gauche.

2° Dans leur distribution. Il n'y a pas à y revenir.

3° Dans leur nombre. On a vu que :

a) Elles sont uniques dans 66 p. 100 des cas, plus fréquemment à gauche, 74,50 p. 100 des cas, qu'à droite, 52,25 p. 100 des cas ;

b) Elles sont doubles dans 23 p. 100 des cas ; beaucoup plus fréquemment à droite (36,6 p. 100) qu'à gauche (3,34 p. 100) ;

c) Elles sont triples ou quadruples. *Cette multiplicité n'a été observée qu'à droite* ; la triplicité 9 fois sur 100 ; la quadruplicité 2,7 fois sur 100 ;

d) Elles peuvent être multiples. — J'ai insisté plus haut sur cette particularité.

Remarque. — Toutes les variations sont toujours, et de beaucoup, plus fréquentes à droite qu'à gauche. On peut, pour les expli-

quer, invoquer l'éloignement plus grand de l'aorte et de la surrénale droite. Elles coïncident généralement : 1° soit avec des variations dans le nombre et la distribution des artères rénales et de leurs branches, également plus fréquentes du côté droit ; 2° soit avec des anomalies d'émergence et de nombre des génitales internes.

Observations. — N° **41.** — Sujet masculin, trente-neuf ans.

Du côté droit, on compte : trois artères rénales, une principale, deux supplémentaires extra-hilaires ; — deux capsulaires inférieures : *a*) la principale, naissant de la branche antérieure de la rénale principale, se destine à la face antérieure de la surrénale ; *b*) l'accessoire, qui naît à 13 millimètres seulement du bord interne du rein de la supplémentaire supérieure, devient tout de suite marginale antérieure.

Du côté gauche, deux artères rénales superposées. — La capsulaire inférieure donne à la face postérieure de la surrénale : *a*) une marginale postérieure ; *b*) une transverse qui devient capsulo-adipeuse antéro-supérieure se divise au voisinage du bord externe du rein en deux rameaux volumineux, un descendant, un ascendant qui va, circonstance exceptionnelle, s'anastomoser à plein canal avec la capsulaire supérieure qu'elle rejoint au sommet de la surrénale.

N° **44.** — Sujet féminin de quatre-vingt-trois ans.

Du côté gauche, on note une division précoce de la rénale.

Il existe deux capsulaires inférieures : *a*) la première à émergence précoce est très importante par son volume ; elle donne de nombreux rameaux qui se distribuent à la face postérieure ; *b*) la seconde émerge directement de l'aorte, à 15 millimètres, *au-dessous* de l'origine de la rénale, monte obliquement sous la veine rénale gauche et la veine capsulaire gauche pour atteindre le pôle inférieur de la surrénale et fournir des rameaux à son bord interne.

Par suite de la distribution de cette dernière artère, la capsulaire moyenne était absente (on peut admettre qu'elle était seulement ECTOPIÉE, remplacée dans son territoire par la capsulaire supplémentaire).

N° **56.** — Sujet féminin, trente-neuf ans.

Trois rénales droites. — Trois capsulaires inférieures : deux naissent de la rénale moyenne ; la troisième naît par un tronc commun avec une capsulo-adipeuse antéro-supérieure.

II. — DESCRIPTION DE L'ARTÈRE CAPSULAIRE MOYENNE.

Les capsulaires moyennes sont des artères assez grêles (leur volume est généralement inférieur à celui des spermatiques), émer-

geant, à droite et à gauche, des bords latéraux de l'aorte abdominale, à la hauteur du tronc cœliaque.

Elles semblent le plus souvent uniques [1]; la droite dans 85 p. 100 des cas, la gauche dans 89 p. 100 des cas.

L'une et l'autre gagnent le bord interne de la capsule correspondante par le plus court chemin; la GAUCHE, courte et horizontale; la DROITE, plus longue et plus oblique en bas et en dehors surtout chez les jeunes sujets, passant *toujours* derrière la veine cave inférieure.

Dans leur trajet, elles abandonnent d'innombrables ramuscules toujours très déliés, impossibles à autonomiser par la dissection, au tissu conjonctif et à la graisse, aux ganglions lymphatiques. aux ganglions nerveux qui suivent, côtoient ou enlacent l'aorte et ses branches les plus supérieures entre les piliers du diaphragme.

En arrivant contre le bord interne des capsules, chacune d'elles se divise en un certain nombre de ramifications *surrénales moyennes proprement dites*, qui suivent trois directions principales :

a) *Ramuscules ascendants* qui suivent le bord interne (et à droite la portion de surrénale recouverte par le bord droit de la veine cave inférieure); ils s'anastomosent avec des ramuscules des capsulaires supérieures.

b) *Rameaux antérieurs.* — Un ou deux principaux méritent, surtout à gauche, le nom de *hilaires.* — Du côté droit, l'artère hilaire est inconstante. — Du côté gauche, par contre, elle représente la véritable collatérale artérielle de l'importante veine capsulaire gauche, dont elle suit le bord interne, suivant la direction obliquement ascendante du hile de la surrénale gauche.

c) *Rameaux capsulaires postérieurs.* — Quatre à six et plus, à direction sensiblement transversale.

On ne peut guère tenir compte des insignifiants ramuscules descendants du bord interne; c'est seulement pour fermer — théoriquement — le cercle artériel péri-capsulaire, qu'il faut mentionner leurs anastomoses avec les branches de la ou des capsulaires inférieures.

1. Pour expliquer cette restriction, se reporter, dans la statistique, à l'article : duplicité de la capsulaire moyenne.

Remarque. — De même que pour toutes les artères capsulaires, ce sont toujours les branches postérieures qui sont le plus nombreuses.

En outre de ses rameaux habituels, la capsulaire moyenne peut fournir une série de branches émanant habituellement des artères voisines : par exemple, la marginale antérieure, une artère capsulo-adipeuse antérieure, etc. On a vu qu'elle peut être appelée à suppléer complètement la capsulaire inférieure.

[Pour les variations, se reporter plus haut à la statistique.]

III. — Description des artères capsulaires supérieures.

Il faut dire : les *artères supérieures et non l'artère capsulaire supérieure.* — Ce sont les plus constantes de toutes les artères surrénales, au moins par leur distribution.

Ces branches de la diaphragmatique inférieure sont de deux ordres [1] :

1° La *capsulaire supérieure principale*, celle des classiques, qui émerge du premier segment du tronc diaphragmatique.

2° Les *capsulaires supérieures accessoires*, qui naissent directement du bord externe de la diaphragmatique, entre l'émergence de cette artère et sa première bifurcation.

I. — Les artères capsulaires supérieures accessoires se présentent sous la forme de nombreux rameaux — on peut dans certains cas en compter plus de trente — quittant leur tronc d'origine comme les dents le manche d'un peigne. Elles abordent le bord interne de la surrénale perpendiculairement à sa direction, et se distribuent les unes à la face antérieure, les autres à la face postérieure; après un trajet court, elles s'amincissent et disparaissent dans le parenchyme surrénalien.

A droite comme à gauche, les plus longues de ces branches

1. Pour l'origine des diaphragmatiques inférieures, je renvoie à la très excellente thèse de P. do Rio Branco : *Anatomie et Médecine opératoire du tronc cœliaque, en particulier de l'artère hépatique*; Paris, 1912, Steinheil, éditeur. Le chapitre A. Diaphragmatiques, p. 132 et suivantes, examine successivement : *a*) les variétés d'origine; *b*) la ramification générale; *c*) les rameaux hépatiques.

accessoires sont les plus inférieures; dans les cas où la capsulaire moyenne fait défaut, on peut accepter qu'elle est représentée par la plus inférieure des capsulaires supérieures accessoires, qui se fait alors remarquer par son diamètre. — Certaines accessoires peuvent provenir également du deuxième segment du tronc diaphragmatique.

II. — A. L'ARTÈRE CAPSULAIRE SUPÉRIEURE PRINCIPALE OU MARGINALE SUPÉRIEURE ET EXTERNE continue la direction de la diaphragmatique inférieure.

Du *côté gauche*, elle atteint, après un très court trajet, le bord interne de la capsule qu'elle côtoie exactement, arrive à son sommet : puis, changeant de direction, décrivant une courbe à concavité inférieure, elle descend en s'amincissant sur une partie du bord externe de la surrénale gauche. — A sa terminaison, elle s'anastomose avec des ramuscules de la marginale postérieure, plus rarement avec ceux de la marginale antérieure. Dans son trajet, elle fournit une série de collatérales en tout comparables aux capsulaires accessoires.

B. La *capsulaire supérieure principale droite*, généralement plus grosse que la gauche, émerge de la diaphragmatique, assez loin de l'aorte derrière la veine cave inférieure. Elle atteint la surrénale droite tout près de son sommet qu'elle contourne pour descendre le long de son bord externe, et plutôt vers la face postérieure; dans son trajet, elle abandonne : 1° par son bord inférieur une série de ramuscules antérieurs et postérieurs, qui, comme à gauche, prennent tout de suite le caractère des capsulaires supérieures accessoires; 2° par son bord inférieur 2 ou 3 rameaux aux chairs diaphragmatiques latérales droite et gauche. A sa terminaison, elle s'anastomose avec la marginale postérieure.

III. — ANOMALIES DES DIAPHRAGMATIQUES INFÉRIEURES. — J'ai eu l'occasion de trouver toutes les variétés mentionnées par P. do Rio Branco, en particulier l'émergence directe d'une coronaire stomachique faisant souche sur le tronc cœliaque ou étant restée indépendante. Cette variété toutefois ne m'a paru aussi commune que ne l'ont vue les différents auteurs qui ont recherché les origines des diaphragmatiques inférieures.

IV. — Notion d'un tronc artériel capsulo-diaphragmatique. — Des variétés d'origine des capsulaires supérieures, je ne retiens pour le moment qu'un seul cas : celui d'un tronc capsulo-diaphragmatique. Naissant directement de la rénale, il fournit : 1° la capsulaire inférieure (la principale quand il y en a plusieurs); 2° la diaphragmatique inférieure; cette dernière peut-être, soit destinée exclusivement au diaphragme (la capsulaire principale supérieure naissant alors directement de l'aorte, au point d'émergence normal de la diaphragmatique), soit divisée comme à l'habitude.

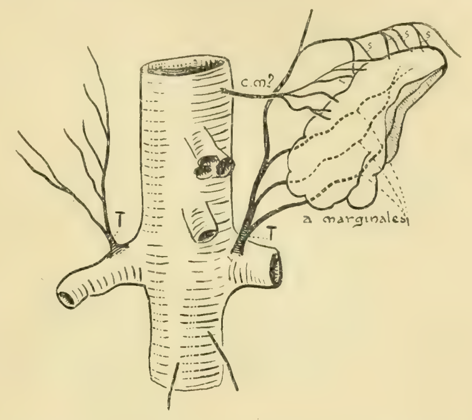


Fig. 8 (sujet féminin adulte). — *Tronc capsulo-diaphragmatique des deux côtés.* — Du côté droit, pas de capsulaire moyenne.

Cette disposition, est anormale, mais intéressante en ce sens, qu'au moins à gauche, elle répond exactement (dans le cas présent) au satellitisme du système veineux. On peut se demander s'il s'agit : 1° d'une disposition réversive qui s'est secondairement simplifiée; 2° d'une coalescence répondant à une disposition plus parfaite (comparable à celle qu'on observe pour certaines branches de la sous-clavière, de l'hypogastrique, etc.).

J'ai rencontré cette variété sur 5 sujets. Elle coïncide toujours avec l'absence de la capsulaire moyenne du même côté.

I. — Dans l'obs. **28** (sujet féminin adulte), elle existait des deux côtés (fig. 8).

II. — Dans l'obs. **41** (sujet masculin, trente-neuf ans); du côté droit, un tronc court se bifurquait de bas en haut en : *a*) capsulo-adipeuse antérieure; *b*) capsulaire inférieure; *c*) capsulaire supérieure fournissant une collatérale diaphragmatique, largement anastomosée avec la branche *a*.

III. — Dans l'obs. **53** (sujet féminin, cinquante-huit ans, fig. 9), du côté droit, variété-type. Une deuxième capsulaire inférieure fournissait au territoire habituel de la capsulaire moyenne.

IV. — Dans l'obs. **54** (sujet masculin, cinquante ans), on retrouvait à droite une disposition sensiblement analogue à la précédente. La figure 12 qui la représente est placée plus loin à cause d'une autre singularité.

V. — Dans l'obs. **194** (sujet adulte masculin), le tronc commun naissait directement à droite de l'aorte un peu au-dessus de la rénale.

Il est remarquable que la disposition-type a été observée 5 fois *à droite*; 1 fois seulement à gauche. Cette situation est faite pour dérouter une interprétation qui vient immédiatement à l'esprit; à savoir que l'existence d'un tronc commun capsulo-diaphragmatique, qui rappelle exactement la disposition de la veine capsulo-diaphragmatique, permettrait le rapprochement entre les artères et les veines de même territoire.

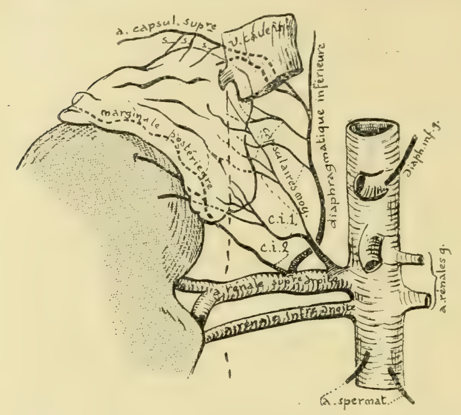


Fig. 9. — *Anomalie d'origine de la diaphragmatique inférieure droite.* — Multiplicité des artères capsulaires coïncidant : 1° avec la duplicité des artères rénales (des deux côtés); 2° avec la présence de deux artérioles rénales extra-hilaires (sujet féminin, cinquante-huit ans).

Côté droit. — Deux artères rénales superposées : la supérieure fournissant : *a*) deux capsulaires inférieures, l'une à émergence précoce, l'autre à émergence moyenne, donnant une importante collatérale rénale extra-hilaire ; *b*) une artère diaphragmatique inférieure ascendante vers le pilier fournissant par son bord externe une succession de capsulaires supérieures.

Anomalies d'origine de la capsulaire supérieure principale.

Un certain nombre des artères diaphragmatiques inférieures ont été sacrifiées lors du prélèvement de pièces qui n'étaient destinées primitivement qu'à l'étude des vaisseaux rénaux. Ce qui explique pourquoi je n'ai pas voulu faire de pourcentage, me contentant seulement de signaler certaines particularités intéressantes.

Les capsulaires supérieures ne varient guère que *dans leur origine*. Je les ai observées naissant :

a) Directement de l'aorte; *b*) au-dessus, *c*) plus rarement au-dessous du niveau du tronc cœliaque;

2° Du tronc cœliaque lui-même (2 fois à gauche) ;

3° De la diaphragmatique inférieure du côté opposé;

4° De diaphragmatiques doubles;

5° De la rénale droite;

6° D'une rénale supplémentaire droite (2 fois).

Leurs variations *dans le nombre*, sont très rares. J'ai noté cependant : 1 fois l'absence du côté droit (sur une femme de soixante-quatre ans); — le dédoublement (2 fois du côté gauche); dans ces cas, les deux artères naissant et cheminant côte à côte donnaient par leur bord externe un nombre sensiblement égal de collatérales courtes.

ARTICLE TROISIÈME

TERMINAISONS ET ANASTOMOSES DES ARTÈRES CAPSULAIRES

Toutes les capsulaires et leurs branches ont comme caractère principal d'être *superficielles*; leurs rameaux courent à la surface des surrénales, maintenus contre elles par des tractus conjonctifs. Leurs innombrables collatérales sont *courtes*; elles disparaissent brusquement dans le parenchyme surrénalien pour s'y répartir en nourricières et fonctionnelles.

Le moment est venu d'aborder deux questions également importantes :

1° Celle des anastomoses périphériques;

2° Celle des relations des artères capsulaires avec les artères voisines.

Premier point. — J'ai écrit autre part : « Les surrénales sont entourées d'un *cercle artériel complet* dédoublé au niveau de la base, renforcé par des ramuscules émanés de la rénale ou des artères de la capsule adipeuse du rein. » Les anastomoses qui forment ce cercle sont dans tous les cas des plus grêles; on ne peut les rencontrer que sur les pièces prélevées sur des sujets très jeunes et particulièrement bien injectées; il est pour ainsi dire impossible de les retrouver sur des pièces prises sur des adultes. Le long du bord externe, elles figurent une arcade déliée formée

par l'inosculation de la capsulaire supérieure principale avec la marginale postérieure. Le long du bord interne, elles s'étagent en échelons empruntés aux rameaux superposés des trois capsulaires. En général, elles tendent à se placer toutes à la face postérieure.

Les artérioles de la base, particulièrement la marginale anté-

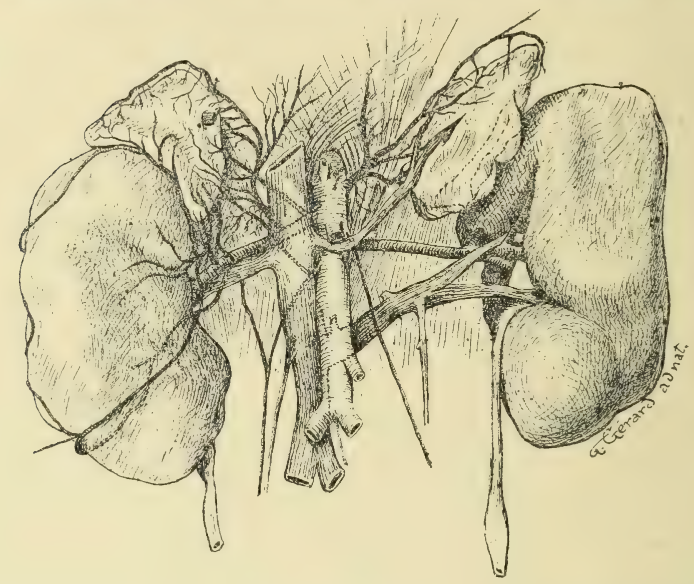


Fig. 10. — *Reins et surrénales d'un enfant de trois ans.* — Le système artériel, bien injecté, est représenté : *à droite*, par des capsulaires inférieures et moyennes multiples et d'origine variée. De ce côté, la circulation capsulo-adipeuse a été figurée intégralement : *à gauche*, par un tronc diaphragmatique commun donnant le plus grand nombre des artères de la capsule : cette disposition est vraisemblablement corrélative de l'*anomalie de la veine rénale gauche qui est en situation basse et passe derrière l'aorte.*

La multiplicité de toutes les artères capsulaires des deux côtés est assez fréquente ; on peut à ce sujet rencontrer toutes les variétés possibles.

rieure, sont en relation avec des rameaux provenant des artères de voisinage, surtout de la capsulo-adipeuse antérieure.

Deuxième point. — Relations entre la circulation des surrénales et la capsule graisseuse du rein.

La vascularisation de l'atmosphère graisseuse du rein est assurée pas de multiples artères qu'on réunit sous la dénomination générale d'artères capsulo-adipeuses. La plupart d'entre elles sont distribuées de la façon la plus irrégulière ; l'une d'elles cependant mérite une mention spéciale : je l'ai appelée capsulo-adipeuse antéro-supérieure et j'ai insisté (*Soc. de biologie*, nov. 1912), sur

sa constance et sur sa fixité. Cette branche est une collatérale appréciable de la rénale [1] : née du tronc même de cette artère, ou d'une de ses divisions, émergeant au voisinage de la lèvre antérieure du hile rénal, elle existe déjà chez le fœtus (c'est-à-dire à une époque à laquelle il n'y a pas de graisse rénale) [2]. Elle est alors placée dans le sillon qui sépare le bord antéro-inférieur de la capsule de la face antérieure du rein. Sa situation reste désormais sensible-



Fig. 11. — *Circulation artérielle des surrénales.* — Radiographie agrandie permettant l'interprétation très nette des vaisseaux surrénaux (très bien injectés) d'un sujet masculin de quatre jours.

Les artères sont particulièrement abondantes. Dans la capsule droite, l'on peut compter trois capsulaires inférieures i^1, i^2, i^3 et aussi trois marginales ; deux capsulaires supérieures principales. — Dans la capsule gauche, de nombreuses branches supérieures sont fournies par la première collatérale s^1 de la diaphragmatique. La capsulaire supérieure principale, *S. p.*, se cache d'abord derrière l'organe. La capsulaire moyenne gauche, *m. g.*, fournit la marginale postérieure, *m. p.*, longue et bien développée ; la marginale antérieure, *m. a.*, plus frêle, vient de la marginale antérieure. On voit également la distribution des veines de la capsule droite (en grisé plus clair).

ment fixe, l'artère ne suivant pas l'ascension apparente de la surrénale, mais restant en sa place primitive sur la face antérieure du rein.

Chez l'adulte, la capsulo-adipeuse antéro-supérieure se dirige

1. Elle peut provenir : directement de l'aorte, d'une rénale supplémentaire, d'un tronc commun avec la surrénale inférieure, de la spermatique, de la capsulaire inférieure, etc.

2. On sait, en effet, que l'atmosphère adipeuse est une formation tardive. Chez le fœtus, elle est indiquée seulement par des pelotons graisseux irrégulièrement répartis à la surface des lobes rénaux. — Elle se concrète lentement, pour aboutir, vers la dixième année chez l'homme, à la formation d'une masse bien homogène, figurant un matelas graisseux sur toute la surface du rein.

obliquement en dehors et un peu en bas, croisant la face antérieure du rein, puis descendant le long de son bord externe. C'est dans son trajet pré-rénal qu'elle donne toute une série de collatérales ascendantes destinées à la fois à la face antérieure et à la base de la surrénale et à la graisse inter-capsulo-rénale.

Chez le fœtus et le sujet jeune, elle côtoie le bord antéro-inférieur de la surrénale de si près qu'il est quelquefois malaisé de la

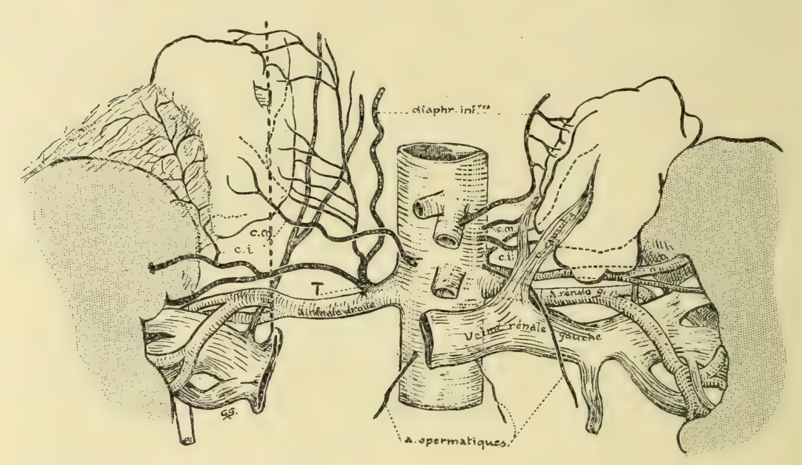


Fig. 12 (sujet masculin, cinquante ans). — A droite, naissent d'un tronc commun la diaphragmatique inférieure, une des capsulaires moyennes (ses branches sont multiples), deux artères rénales; de celles-ci, la supérieure fournit de nombreux ramuscules à une masse conjonctivo-graisseuse qui rattache au rein la capsule droite ectopiée en situation haute et interne. — *c.m.*, *c.i.*, capsulaires moyennes et inférieures.
Le bord droit de la veine cave inférieure est figuré par un pointillé gras.

distinguer de la marginale antérieure, et qu'on la confond souvent avec elle. Les collatérales ascendantes sont, à cette époque de la vie, aussi nombreuses que déliées : elles ont le caratère général de toutes les artérioles capsulaires courtes; elles sont exactement comparables aux rameaux capsulaires supérieurs, quant à la façon dont elles abordent la glande.

J'ai voulu ici insister sur la distribution glandulaire de cette artère en choisissant parmi mes observations 4 dessins typiques.

Pour étayer les arguments que j'avance relativement à son intervention aussi l'artérialisation de GRAISSE INTER-CAPSULO-RÉNALE, je donne ici une figure d'interprétation irréfutable prise sur un sujet masculin de cinquante ans (obs. 54, fig. 12). Dans ce cas, la

capsule droite était séparée complètement du pôle supérieur du rein par un espace triangulaire à sommet inférieur et interne comblé par du tissu cellulo-graisseux unissant les deux organes et parcouru par un vaisseau, grêle il est vrai, représentant une artère capsulaire rudimentaire et fournissant toute une série de collatérales à cette toile graisseuse, elle-même en relation en haut et en bas avec les fascias d'enveloppement du rein et de la surrénale.

(On rencontre assez rarement une capsulo-adipeuse postéro-supérieure; il faut la signaler, parce qu'elle peut fournir des ramuscules à la face postérieure de la surrénale; dans un cas (obs. 192, sujet adulte, fig. 13), elle était destinée principalement à une petite surrénale supplémentaire accolée à la face postérieure du rein.)

Fig. 13. — *Rein gauche* (vue postérieure, 1/2). — Tronc commun fournissant : *a*) la capsulaire inférieure *c. i.*; *b*) la capsulo-adipeuse postérieure gauche qui fournit les artères d'une capsule surrénale supplémentaire, $s.g^2$, accolée derrière le rein.

En somme, les conclusions suivantes me semblent indiscutables.

1° Il existe des vaisseaux dans la graisse inter-surréno-rénale. — Cette graisse représente la partie toute supérieure de l'atmosphère graisseuse du rein : il n'y aucune raison pour que son régime vasculaire soit différent.

2° *Ces vaisseaux sont fournis* : *a*) principalement par les artères et les veines capsulo-adipeuses. La plupart de ces artères proviennent d'une branche de volume appréciable que j'ai appelée capsulo-adipeuse antéro-supérieure; *b*) accessoirement par des ramuscules provenant de la capsulaire inférieure par les artères marginales postérieure et antérieure (constantes) et par un rameau inconstant que j'appelle *l'artériole graisseuse basale*.

Observations. — **N° 77.** — Sujet féminin, soixante-quatre ans.

Un tronc capsulo-adipeux antéro-supérieur de 1 millimètre émergeait de la branche antérieure de la rénale droite contre le hile. Après un court trajet, il se bifurquait pour donner : une deuxième capsulaire

inférieure; une dizaine de rameaux ascendants destinés au bord inférieur de la surrénale et à la graisse pré-rénale et inter-surréno-rénale.

N° **78**. — Sujet féminin, cinquante-deux ans (fig. 15).

Du côté droit, l'artère capsulo-adipeuse antéro-supérieure était une collatérale importante de la capsulaire moyenne droite. Elle fournissait une série de collatérales ascendantes à la capsule et à la graisse.

Du côté gauche, l'artère capsulaire inférieure, née de la rénale contre l'aorte se bifurquait rapidement en : *a*) une branche supérieure, la mar-

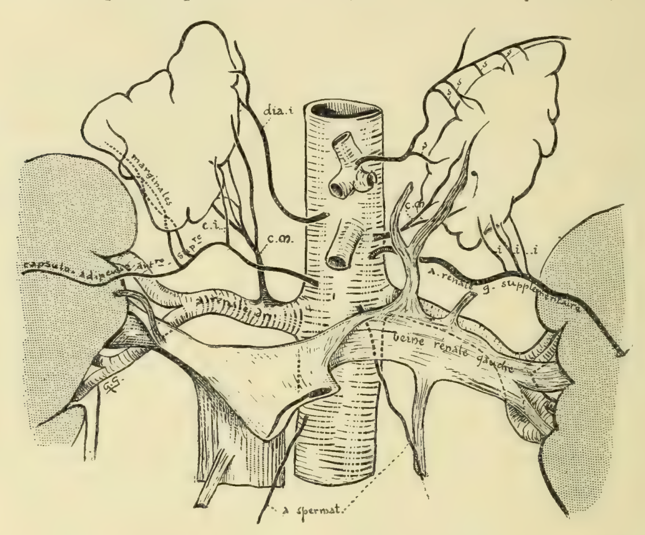


Fig. 14. — Du *côté droit*, 1° les marginales proviennent de la capsulo-adipeuse antéro-supérieure; 2° la capsulaire moyenne directement de la rénale droite. — Du *côté gauche*, les capsulaires inférieures, *i*, *i*, *i*, multiples, émergent d'une artère rénale gauche supplémentaire.

ginale postérieure; *b*) une capsulo-adipeuse fournissant : deux artérioles destinées à la graisse inter-capsulo-rénale; des rameaux pré-rénaux, dont l'un, figurant la capsulo-adipeuse antéro-supérieure gauche, irriguait par un bouquet de ramuscules le bord inférieur de la surrénale et la graisse voisine.

N° **189**. — Sujet masculin adulte.

La capsulaire inférieure gauche naissait par un tronc commun avec une capsulo-adipeuse qui se rendait à la face postérieure du rein.

N° **185**. — Sujet féminin adulte.

La capsulaire moyenne droite naissait de l'aorte, à la hauteur de la rénale et au-devant d'elle. Elle montait obliquement vers la face antérieure de la surrénale et se divisait en quatre rameaux : *a*) un supérieur,

destiné à sa face antérieure; *b*) les deux suivants à son bord interne; le

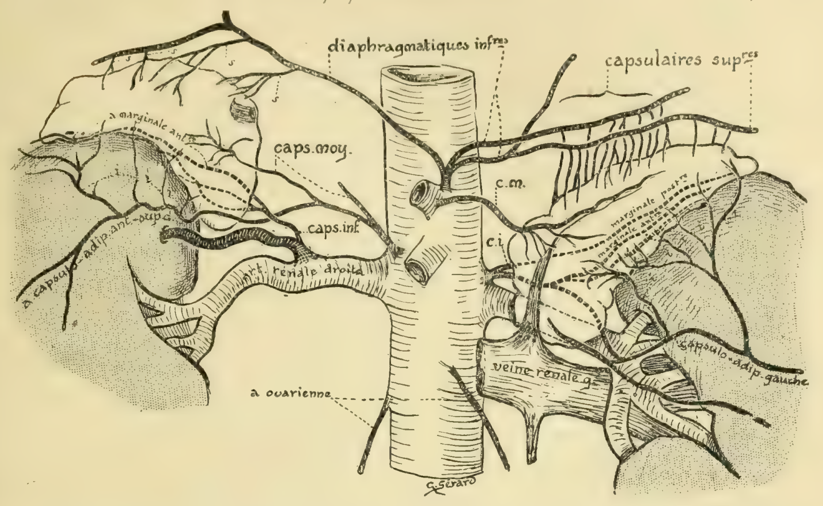


Fig. 15 — *Artères capsulaires* (sujet ♀, cinquante-deux ans, vue antérieure). — Des deux côtés, les capsulo-adipeuses antéro-supérieures fournissent de nombreuses artérioles capsulaires inférieures *i*, *i*, *i*, *i*. — A droite, la capsulaire inférieure naît d'une rénale supplémentaire extra-hilaire; les capsulaires moyennes d'un tronc commun avec la capsulo-adipeuse. — A gauche, il y a deux diaphragmatiques inférieures contribuant également à l'irrigation de la capsule par de nombreux rameaux capsulaires supérieurs; la capsulaire inférieure naît de l'aorte par un tronc commun avec la capsulo-adipeuse gauche; cette dernière donne de nombreuses capsulaires inférieures ascendantes.

quatrième capsulo-adipeux antérieur et supérieur abandonnait à la capsule un rameau qui devenait la marginale antérieure.

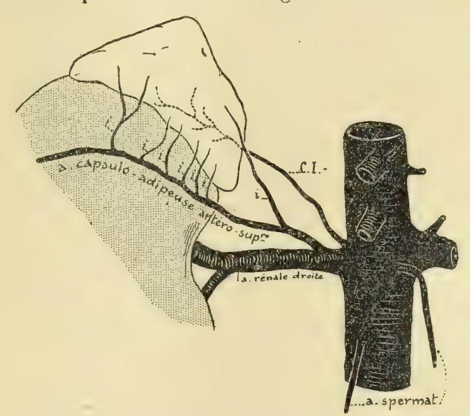


Fig. 16. — *Capsulo-adipeuse antéro-supérieure*, volumineuse, fournissant plusieurs capsulaires inférieures, *i*, *i*, *i*, *i*; la capsulaire inférieure principale C. I., donne la marginale postérieure et toutes les artères postérieures.

On suivra également avec attention les légendes annexes aux figures empruntées aux obs. **49** (fig. 14), **57** (fig. 5), **194** (fig. 4), **203** (fig. 16).

CONCLUSIONS

1° Les capsules surrénales rentrent dans la catégorie des organes à artères multiples et diverses abordant la glande par d'innombrables points de sa périphérie. Ces artères ou le plus grand nombre d'entre elles participent accessoirement ou principalement à l'irrigation d'un certain nombre de formations de voisinage, en particulier à celle du rein et de sa capsule graisseuse, à celle du diaphragme, etc.

2° Le schéma classique : *a*) capsulaire supérieure de la diaphragmatique inférieure ; *b*) capsulaire moyenne de l'aorte ; *c*) capsulaire inférieure de la rénale, peut être conservé à la condition qu'on insiste sur certaines particularités relatives au nombre, à l'origine, à la distribution de ces différentes artères.

3° Les CAPSULAIRES SUPÉRIEURES sont multiples, représentées :

a) Par une branche principale que j'appelle la *marginale supérieure et externe* ;

b) Par des *rameaux accessoires* destinés au bord interne.

4° La CAPSULAIRE MOYENNE pourrait être appelée l'*artère du hile*, en ce sens que sa répartition se fait : principalement sur la face antérieure et le long du hile (surtout à gauche); accessoirement, au bord interne par des rameaux ascendants et descendants, et à la face postérieure.

5° La CAPSULAIRE INFÉRIEURE, artère principale de la surrénale, a presque constamment une émergence précoce juxta-aortique. — Cette constatation concerne également l'artère quand elle est unique et quand elle est double ou triple; elle détruit la notion classique qui lui attribue une émergence tardive (elle n'a été vue dans le cas d'artère unique que 12 fois sur 209 organes) et la fait naître contre le bord interne du rein.

6° La capsulaire inférieure est souvent renforcée par une ou plusieurs artères accessoires provenant de diverses sources : aorte, rénales supplémentaires, génitale interne, capsulo-adipeuses, etc.

7° La portion de la glande qui reçoit le plus d'artères est toujours

la base qui est irriguée par les *marginales : antérieure et postérieure*, branches de la capsulaire inférieure; la *marginale postérieure est toujours la collatérale la plus longue et la plus grosse.*

8° Le plus grand nombre des collatérales sont destinées à la face postérieure.

9° Elles s'anastomosent à leur terminaison pour fournir le *cercle artériel péricapsulaire.*

10° Elles sont en relation avec les branches voisines qui fournissent à la graisse, surtout avec la ou les capsulo-adipeuses, qui donnent fréquemment des ramuscules ascendants à la base de la glande.

11° La graisse inter-capsulo-rénale est vascularisée par les marginales, et d'une manière inconstante par une *graisseuse basale* émanée de la capsulaire inférieure.

Quelques points
de la Structure du Muscle du Marteau
chez le Chien

Par M. A. POLICARD

Docteur ès sciences,
Chef de Travaux à la Faculté de Médecine de Lyon.

Nous sommes redevable de l'idée première de ce travail à notre excellent maître, M. le prof. Morat, qui a bien voulu nous signaler l'importance d'une étude histologique du muscle du marteau, spécialement en ce qui concerne son innervation. Le muscle du marteau est, peut-on dire, à l'oreille et à l'audition ce que les fibres circulaires de l'Iris sont à l'œil et à la vision (Mathias Duval). Il y a près d'un siècle et demi que Le Cat, dans son *Traité des Sensations*, disait : « Cette membrane et ses ressorts (le tympan et ses muscles) paraissent avoir dans l'ouïe le même usage que la prunelle semble avoir dans l'œil. La prunelle se resserre ou se dilate pour recevoir une image plus parfaite et qui ne blesse point l'organe, le tympan se tend ou se relâche de même pour transmettre à l'ouïe des rétractions plus parfaites et plus proportionnées à cet organe[1]. » On conçoit l'importance de la connaissance de la structure d'un tel organe.

C'est le résultat de quelques recherches histologiques sur ce muscle du marteau étudié chez le chien que nous exposerons dans les lignes qui vont suivre.

1. Le Cat, cité par Bonnier, *L'Oreille*, III, p. 139.

*
* *

Le plan de notre travail sera le suivant :

I. — Disposition générale du muscle du marteau. Technique.

II. — Les éléments musculaires.

1. *Disposition générale.*
2. *Fibres grosses.*
3. *Fibres grêles.*

III. — Les formations vésiculo-tendineuses.

IV. — Résumé et conclusions.

I. — DISPOSITION GÉNÉRALE DU MUSCLE DU MARTEAU CHEZ LE CHIEN

Chez le chien, le muscle du marteau est d'un accès facile. C'est un muscle globuleux, du volume d'un pois environ, logé dans une cavité osseuse située dans le rocher. Une séreuse le rend indépendant des parois de cette cavité.

Un toit osseux mince, correspondant à l'arête supérieure de la cavité cranienne, le recouvre. On le met facilement en évidence en enlevant à la pince gouge l'arête du rocher. Avec un peu d'habitude, au deuxième ou au troisième coup, on voit apparaître le muscle d'aspect jaune clair et translucide.

Ce muscle est inséré par sa face profonde sur une petite surface osseuse. A une extrémité, il s'amincit, s'effile et donne un court tendon conique qui va s'insérer au marteau.

Sur le muscle, on peut voir facilement, surtout en s'aidant d'une loupe, un petit ganglion découvert par M. Morat et qui porte le nom classique de *ganglion de Morat* (Bonnier).

L'innervation de ce muscle a été mise en évidence par M. Morat (1911), qui la décrit ainsi.

« A la surface du muscle, un peu au-dessus du point où il fournit son tendon conoïde à l'apophyse du marteau, on voit un filet nerveux qu'on peut suivre, à travers la substance du rocher, jus-

qu'au nerf maxillaire inférieur (troisième branche du trijumeau). C'est le filet décrit depuis longtemps par les anatomistes, comme partant du ganglion otique, pour aller au muscle du marteau. Les traités d'anatomie mentionnent maintenant le ganglion que j'ai fait connaître et sa relation avec ce filet. » Rien à changer ou à ajouter sur ce point.

En examinant attentivement le filet nerveux qui aboutit au ganglion malléaire, on voit qu'après avoir croisé la surface du

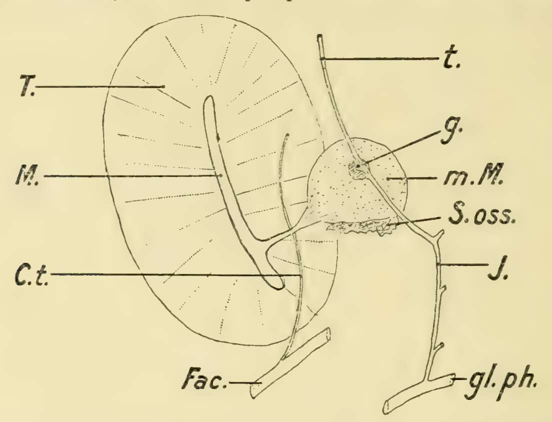


Fig. 1. — *Schéma de l'innervation du muscle du marteau chez le Chien.* — *T.*, tympan; *M.*, marteau; *m.M.*, muscle du marteau; *S.oss.*, surface osseuse; *g.*, ganglion de Morat; *Fac.*, facial; *C.t.*, corde du tympan; *gl.ph.*, glosso-pharyngien; *J.*, branche du rameau de Jacobson; *t.*, rameau allant au trijumeau.

muscle il la dépasse en arrière. Si, en entamant le rocher dans cette direction, on suit ce filet, on constate sa continuité jusqu'au trou déchiré postérieur et dans celui-ci jusqu'au nerf glosso-pharyngien. Le petit tronc nerveux ainsi suivi en s'éloignant du muscle grossit notablement, pendant que de grêles filets s'en détachent pour aller à la muqueuse de l'oreille moyenne et au plexus vasculaires voisins; ou, autrement dit, le petit nerf émané du glosso-pharyngien se branche, chemin faisant, dans l'oreille moyenne, et parmi ses branches de division en est une, non indiquée jusqu'ici, laquelle va au muscle du marteau et l'aborde par le ganglion qui lui fournit les éléments lui venant du trijumeau. Ce nerf, issu du glosso-pharyngien, qui fournit le filet que je viens d'indiquer au muscle malléaire, n'est évidemment autre que le

rameau dit de Jacobson, dont le territoire de distribution s'étend ainsi à l'un des muscles des osselets. En somme, le muscle du marteau est innervé, d'une façon directe par un ganglion qui lui est propre : c'est ce qu'on pourrait appeler son innervation intrinsèque ; ce ganglion est, d'autre part, relié à l'encéphale par une double voie conductrice, l'une dans le champ de distribution du trijumeau, l'autre dans celui du glosso-pharyngien : c'est ce qu'on pourrait appeler son innervation extrinsèque. J'ai vérifié l'existence chez le cheval d'une disposition toute pareille. »

La figure 1, donne un aperçu demi-schématique de cette disposition anatomique.

*
* *

Une étude histologique sommaire montre facilement que dans le muscle, les fibres musculaires sont situées dans la région corticale de l'organe, les fibres tendineuses en formant la région médullaire centrale. Dans cette région tendineuse centrale nous avons pu relever l'existence de formations vésiculeuses appartenant au groupe du tissu fibro-hyalin.

Dans la région corticale nous pouvons rencontrer, avec des vaisseaux et des nerfs abondants, des faisceaux musculaires constitués, comme nous le verrons, par deux catégories bien distinctes de fibres musculaires. Recouvrant tout le muscle, une aponévrose mince. A la surface du muscle enfin, on peut constater sur les coupes l'amas plus ou moins régulier, généralement en plaque diffuse, de cellules nerveuses qui constituent le ganglion de Morat. Les cellules qui le constituent sont du type multipolaire. Ce sont des cellules sympathiques caractéristiques.

Telle est la disposition générale de l'organe musculaire dont nous allons étudier dans ce travail quelques points de structure.

*
* *

Technique. — Nos recherches ont porté sur une douzaine de muscles. Tous ces échantillons se sont montrés remarquablement identiques entre eux. Il ne semble pas qu'il y ait à signaler pour ce muscle la moindre différence individuelle.

Ces muscles proviennent, pour la plupart, des expériences physiologiques de M. Morat qui a bien voulu nous les confier pour une étude histologique. Dans ses dissociations, M. Morat avait noté l'existence de fibres musculaires grêles à côté de fibres de grand diamètre, et avait signalé à notre attention cette particularité.

Nous avons étudié histologiquement la structure de ce muscle en utilisant les méthodes techniques suivantes.

A. — *Pour l'étude de la structure générale.* Fixation au formol salé :

Liquide de Locke	90
Formol	10

Coloration à l'hémalun-éosine, à l'hématoxyline ferrique, au carmalun-picro-bleu, au picro-indigo-carmin.

B. — *Pour l'étude des éléments nerveux*, nous avons employé : l'acide osmique à 1 p. 100, en dissociations pour suivre à un faible grossissement le trajet des fibres à myéline : et surtout la méthode neuro-fibrillaire de Sand, suivant la technique suivante.

Fixation dans : acétone anhydre, 90 centimètres cubes; acide nitrique pur, 10 centimètres cubes, pendant deux jours, avec renouvellement répété du liquide.

Déshydratation dans acétone anhydre, puis xylol et paraffine.

Les coupes, hydratées en utilisant l'acétone au lieu d'alcool, sont plongées pendant trois jours dans une solution fraîche de nitrate d'argent à 20 p. 100 dans l'eau distillée. Pas de lavage consécutif.

L'argent est réduit par immersion dans la solution vieille suivante :

Eau	1 000 gr.
Acétate de soude fondu	10 —
Acide gallique	5 —
Tannin	3 —

pendant une dizaine de minutes, avec renouvellement de la solution s'il y a lieu.

Le virage à l'or, recommandé par Sand, n'est pas particulièrement utile.

II. — LES ÉLÉMENTS MUSCULAIRES

1. — Disposition générale.

Les fibres musculaires qui composent par leur réunion la couche corticale de l'organe sont insérées presque perpendiculairement à l'aponévrose d'enveloppe : il y a, surtout pour certaines régions, une obliquité relative de la fibre sur l'aponévrose, mais cette obli-

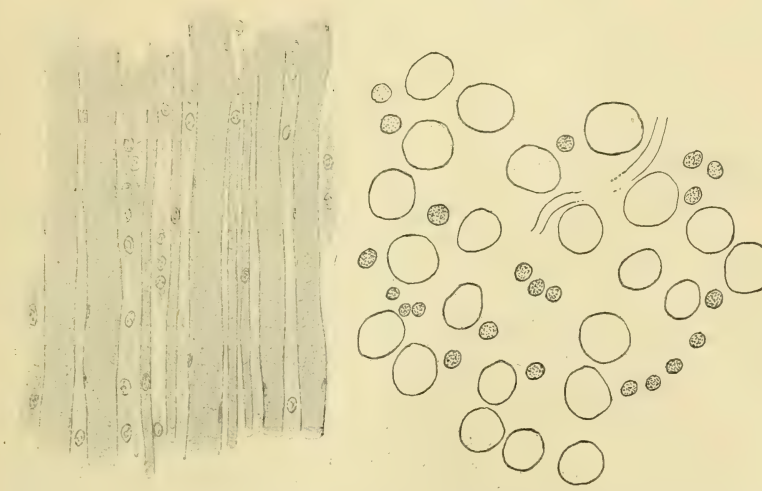


Fig. 2. — *Coupe parallèle au grand axe des fibres.* — Fibres de grand et de petit diamètre.

Fig. 3. — *Coupe transversale exactement perpendiculaire au grand axe des fibres.* — Esquisse du contour des fibres. En blanc, fibres de grand diamètre. En pointillé, fibres grêles. En haut et à droite esquisse d'une fibre nerveuse.

quité est faible. Sur une coupe, frontale ou sagittale, du muscle, cette disposition apparaît bien. On voit que toutes les fibres offrent une disposition d'ensemble rayonnée.

Ces fibres sont de deux catégories : les unes ont un diamètre trois à quatre fois plus grand que les autres. Nous aurons à étudier séparément ces deux espèces de fibres.

Elles sont mélangées en faisceaux plus ou moins bien individualisés par un tissu conjonctif interfasciculaire, riche en vaisseaux et en nerfs. Dans chacun de ces faisceaux, assez peu nets du reste,

existe une atmosphère conjonctive abondante. Les fibres musculaires sont peu serrées. Les figures 2 et 3 donnent une idée de cette disposition.

Les nerfs, très abondants, qui existent dans ce muscle, ont une disposition générale concentrique par rapport au centre de l'organe. Quand les fibres musculaires sont vues coupées en long, radiairement, les nerfs sont coupés en travers, et *vice versa*. Ces nerfs cheminent entre les fascicules musculaires, à des distances variables de la surface.

2. — Les fibres musculaires de grand calibre.

Les fibres musculaires de cette catégorie sont des éléments volumineux, d'un diamètre de 35 μ environ. Elles s'étendent de l'aponévrose d'enveloppe du muscle, sur laquelle ils s'insèrent, jusqu'au centre tendineux de l'organe : à ce niveau, elles s'insèrent chacune sur une fibre tendineuse. Elles ont une longueur moyenne de 1 à 2 millimètres.



Fig. 4. — *Esquisse des appareils nerveux de deux fibres de grand diamètre.* — Au centre, une fibre grêle.

Ces fibres sont entourées d'un sarcolemme très net. Elles ne sont pas très serrées les unes à côté des autres; une atmosphère conjonctive assez importante les sépare : aussi leur forme est-elle plutôt cylindrique et non polyédrique par pression réciproque.

Les noyaux de la fibre occupent une situation périphérique. La striation n'offre aucun caractère particulier qui la distingue des autres fibres striées des muscles squelettiques : les disques foncés et clairs, les stries Z avec leurs insertions sur le sarcolemme sont parfaitement nets.

Grâce à la méthode de Sand nous avons pu mettre très nettement en évidence les terminaisons motrices de ces fibres.

Une fibre nerveuse fournit habituellement des plaques motrices à un petit nombre de fibres musculaires, trois à huit environ; généralement une fibre nerveuse logée dans l'espace situé entre trois ou

quatre éléments musculaires donne des plaques à ces éléments et à peu près au même niveau pour tous (fig. 4). Immédiatement avant d'aborder la fibre musculaire les neuro-fibrilles qui constituent le cylindre axe semblent particulièrement denses et serrées.

La plaque motrice proprement dite est très volumineuse et constituée par une masse de protoplasma très finement granuleux, abondant et avec seulement de très rares noyaux; cette plaque a la forme générale d'une sole épaisse qui fait hernie à la surface de la fibre.

Dans ce protoplasma le cylindre axe se ramifie non par dichotomie régulière mais par des divisions successives très inégales; des branches très grêles naissant sur des troncs relativement épais. Les dernières ramifications colorables ne sont jamais anastomosées; leur ensemble constitue un plexus serré mais non un réseau. Nous n'avons jamais pu constater l'existence de fibrilles ultra-terminales, allant donner une arborisation à une autre fibre, en particulier à une fibre grêle.

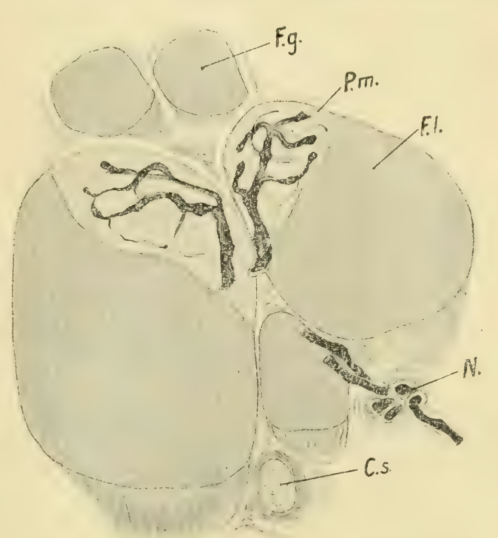


Fig. 5. — *Terminaison nerveuse dans deux plaques motrices.* — Méthode de Sand. Les noyaux propres de la plaque motrice et des nerfs ne sont pas visibles. — *F.g.*, fibres grêles; *F.l.*, fibre large avec *P.m.*, plaque motrice; *N.*, nerf; *Cs.*, capillaire sanguin.

Les figures 4 et 5 montrent l'aspect de ces plaques motrices.

Les fibres nerveuses qui les fournissent sont volumineuses. Elles constituent ces faisceaux nerveux qui circulent entre les fibres musculaires. Elles ressemblent beaucoup aux fibres nerveuses qui, venues avec le rameau afférent provenant du ganglion otique, pénètrent dans le muscle sans s'arrêter dans le ganglion de Morat. Une dissociation de la région d'arrivée des nerfs dans de l'acide osmique à 1 p. 100 montre bien qu'il y a des fibres à myéline,

nombreuses, qui passent dans le muscle sans arrêt aucun au niveau du ganglion. On ne peut, par cette méthode sommaire, suivre ces nerfs; mais on peut se demander si ce ne sont pas eux qui vont aux grosses fibres. Nous le penserions volontiers. L'innervation de celles-ci serait donc directe, sans que le ganglion y prenne part. Des recherches physiologiques devront démontrer cette hypothèse.

A leur extrémité inférieure, ces fibres musculaires s'insèrent à des fibres tendineuses de même diamètre. L'insertion se fait comme il est bien connu. La fibre tendineuse reçoit comme dans une cupule l'extrémité plus ou moins arrondie de la fibre musculaire.

Le caractère moteur type de ces fibres ne fait aucun doute.

3. — Les fibres grêles.

Au milieu des fibres de grand diamètre que nous venons de décrire, nous en avons signalé d'autres, grêles, très abondantes quoique un peu moins nombreuses que les autres. Pour une trentaine de fibres grosses on en rencontre vingt-deux ou vingt-cinq grêles (fig. 3, par exemple).

Examinées sur une préparation à l'hématoxyline ferrique ces fibres grêles se montrent comme parfaitement régulières et cylindriques, d'un diamètre de 9 à 10 μ environ. Toutes les fibres grêles sont d'un diamètre identique dans tout le muscle; les différences entre elles sont insignifiantes et ne dépassent jamais 1 à 2 μ.

Ces fibres sont limitées par un sarcolemme. Aucune capsule conjonctive n'est visible autour d'elles. Leurs noyaux, volumineux, ayant presque le diamètre de la fibre musculaire sont périphériques et logés au sein d'une petite masse sarcoplasmique qui fait saillie à l'extérieur de la fibre.

La striation de la fibre est d'une grande netteté. Transversalement, les divers disques sont faciles à voir avec tous leurs caractères classiques : disque épais, disque clair, strie Z. Longitudinalement, la division en fibrilles est bien apparente.

Ces fibres grêles ont un trajet exactement parallèle à celui des grosses fibres et une longueur identique. Elles s'étendent de la

région de l'aponévrose superficielle où elles s'insèrent jusqu'à la région du centre tendineux de l'organe où elles se terminent. Dans cette région, leur mode de terminaison ne nous est pas apparu nettement.

Il est intéressant de signaler la grande régularité de diamètre de ces éléments. Elle nous prouve qu'il ne s'agit pas là, — ce que d'autres faits démontrent par ailleurs, — de fibres jeunes. Ce sont des éléments parfaitement adultes et différenciés, mais adaptés à une fonction spéciale, qui est différente de celle des grosses fibres. Cette déduction est conforme à tout ce que nous savons de l'anatomie et de la physiologie générale du système musculaire.

On sait qu'une grande homogénéité de calibre correspond toujours à un grand perfectionnement de fonctions. Pour des muscles hautement différenciés comme le sont ceux des organes des sens les fibres ont un calibre très uniforme (Schwalbe et Mayeda, Baum). Les travaux de Schiefferdecker ont établi que chaque muscle, anatomiquement et physiologiquement distinct, se caractérise par le calibre de ses fibres. Les recherches de cet auteur, celle de Schwalbe et Mayeda, de Claypole, ont montré la généralité de cette loi histogénétique, que l'uniformité de taille des éléments d'un tissu, d'un muscle en particulier, doit être considérée comme un indice d'achèvement et de perfectionnement accompli; l'inégalité de grosseur est synonyme d'imperfection. Or, dans le muscle du marteau, il ne s'agit pas de fibres inégales, mais de deux catégories très nettes de fibres toutes uniformes entre elles.

Il n'est pas douteux que la présence dans le muscle du marteau de deux espèces histologiques aussi caractérisées, aussi *homogènes*, suivant l'expression des zoologistes, est une preuve de l'existence de deux adaptations fonctionnelles bien différentes et également précises des fibres musculaires.

Le problème qui se pose à nous maintenant est précisément celui de déterminer la fonction spéciale de ces éléments musculaires. Nous avons vu que les fibres de grand diamètre étaient sans aucun doute des éléments moteurs, adaptés à la fonction de la mise en mouvement du marteau. A quoi servent les fibres grêles?

L'étude des caractères histologiques énumérés jusqu'ici ne nous

apprend rien. Il faut nécessairement étudier leur mode d'innervation.

Nous n'avons pu révéler au niveau des fibres grêles qu'une catégorie de terminaisons nerveuses.

En un point donné, la fibre grêle est abordée par une fibre nerveuse à myéline. Ce point d'abord nous a paru assez variable. Il est généralement situé plus près de la terminaison inférieure, centrale, de la fibre que de la supérieure périphérique. Le point de contact entre la fibre nerveuse et la musculaire est toujours situé à un niveau différent de celui des plaques motrices des grosses fibres.

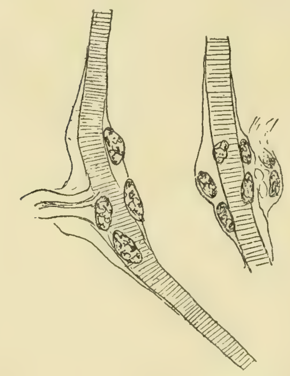


Fig. 6. — *Mode d'arrivée de la fibre nerveuse sur une fibre grêle.* — Lig. de Locke formolé. Hémat. ferrique.



Fig. 7. — *Mode d'arrivée du nerf sur une fibre grêle.* — Locke formolé. Hémat. ferrique.

Les fibres nerveuses qui donnent aux fibres musculaires grêles sont, semble-t-il, différentes de celles qui fournissent aux grosses fibres.

Dans un rayon d'une faible étendue, il est vrai, nous n'avons jamais pu voir le faisceau nerveux donnant ces fibres en fournir aux éléments de gros diamètre. Il semble même que ces diverses fibres ne proviennent pas des mêmes faisceaux. Ceux qui contiennent les nerfs destinés aux grosses fibres sont situés à un autre niveau, plus périphérique et il ne semble pas qu'ils donnent naissance à des branches descendantes. Nos préparations ne nous

ayant pas permis de résoudre définitivement cette question, nous ne pouvons pas donner ici une opinion formelle.

Au niveau du point de contact entre fibre nerveuse et élément musculaire on peut constater l'existence d'un dispositif particulier. Les préparations histologiques simples nous montrent là une accumulation de noyaux qui semblent appartenir à la fois à la fibre musculaire, aux gaines du filet nerveux et au tissu conjonctif ambiant (fig. 6 et 7).

Mais jamais, en ce point, on ne peut constater l'existence de capsule conjonctive, comme il en existe dans les faisceaux musculaires, ni voir au niveau de la fibre musculaire une interruption quelconque ni même une simple modification de la striation. Celle-ci est identique dans tous les points de sa longueur sans exception.



Fig. 8. — *Terminaison nerveuse au niveau d'une fibre grêle.* — Méthode de Sand. Obj. aps. Zeiss, mm. hom., 1,30; oc. comp. 6; table. Coupe transversale.

Pour relever le mode de terminaison du cylindre axe, nous avons utilisé la méthode de Sand et avons obtenu les résultats suivants.

Au moment où il aborde la fibre, le cylindre axe se divise en plusieurs branches, quatre ou six, souvent inégales. Quelques-unes enlacent la fibre musculaire suivant sa circonférence et forment là une sorte de collier extraordinairement grêle; d'autres ramifications montent le long de la fibre en suivant une de ses génératrices.

La méthode de Sand ne colore pas d'autres dispositifs au niveau de ces fibres grêles. N'avons-nous eu sous les yeux qu'une partie seulement de l'appareil nerveux terminal? ou celui-ci est-il réellement aussi réduit et aussi grêle? C'est, posée ici une fois de plus, la question qui domine toute l'histoire des imprégnations nerveuses métalliques : la coloration a-t-elle été complète ou non?

Telle est la structure de ces fibres grêles et de leur appareil nerveux. Qu'en pouvons-nous déduire au point de vue de leur fonction?

En présence de tels éléments nous nous sommes immédiatement demandé s'il ne s'agissait pas là de *fuseaux neuro-musculaires* un peu spéciaux. La question mérite d'être examinée de près. Elle a

une grande importance au point de vue physiologique. Il est du plus haut intérêt de savoir s'il y a dans le muscle du marteau, muscle accommodateur d'une extrême précision, des organes musculaires sensitifs.

On peut énumérer, pour ou contre la nature *fusale* de ces éléments un certain nombre d'arguments.

1. — *Deux faits peuvent être invoqués à l'appui de la nature fusale.*

A. Le caractère de la terminaison nerveuse. On sait que dans beaucoup de fuseaux neuro-musculaires, le cylindre axe se termine en une vraie bague embrassant la fibre fusale. Mais ici cet anneau terminal serait extrêmement grêle.

B. L'existence d'une région différenciée du tissu conjonctif au niveau du point de pénétration du nerf dans la fibre musculaire. Mais il est bien certain qu'il ne s'agit pas là de ces formations en capsules que l'on connaît autour des fuseaux neuro-musculaires typiques. Cependant on a signalé quelquefois des fuseaux à formation capsulaire extrêmement réduite et manifestée surtout par des amas de noyaux (par exemple Kühne, 1863, dans certains fuseaux unifasciculaires du psoas chez le Rat. Figuré dans Regaud et Favre, 1904, p. 53).

2. — *Contre la nature fusale des faits sont plus précis.*

A. Le nombre de ces éléments, égal au tiers du nombre total des fibres du muscle.

On sait que le nombre des fuseaux par rapport à celui des fibres striées est de 1 p. 100 à peine (Kühne) chez les Mammifères et dans les cas les plus favorables.

Si ces fibres grêles appartenaient à des fuseaux neuro-musculaires il s'agirait là d'un fait unique et du plus grand intérêt physiologique.

B. L'absence de capsule vraie (Cf. ci-dessus).

C. L'absence de modifications ou de disparition de la striation au niveau de la terminaison nerveuse. Chez les Mammifères on a constamment signalé la perte de la striation au niveau de la ramifi-

cation nerveuse dans les fibres fusales, ou tout au moins sa profonde modification. C'est là un fait absolument constant et classique depuis les travaux de Kühne, Cattaneo, Sherrington, Weiss et Dutil, Batten, Baum, etc.

Or dans les fibres grêles, la striation reste absolument constante et non modifiée.

D. Enfin, chez les Mammifères de la taille du chien, des fuseaux unifasciculaires n'ont jamais été signalés. Si nos fibres grêles constituaient des fibres fusales d'organes neuro-musculaires, on devrait les rapprocher des fuseaux réduits de certains Lacertiens que Perroncito a étudié de près récemment. (Cf. en particulier les figures 6, 7, 8, 9 et 10 de l'excellente revue de Regaud et Favre représentant d'après Perroncito des faisceaux unifasciculés très simples de *Lacerta viridis*).

La question qui se pose ici à nous est identiquement celle qui s'est présentée à Kerschner (1888) qui a vu chez les poissons des fibres grêles qu'il a pensé pouvoir assimiler à des fuseaux et surtout à Renaut (1878) qui a rencontré dans le muscle sterno-hyoïdien chez la grenouille des fibres grêles, ayant le quart du diamètre des fibres ordinaires et logées au sein des faisceaux tendineux; pour cet auteur, la nature neuro-musculaire de ces fibres n'est pas douteuse et les travaux de Sihler (1900) sembleraient lui donner raison. M. Renaut avait déduit de ces faits l'idée que ces fibres grêles jouaient le rôle de vrais « signaux », commandant la contraction synergique de l'ensemble du muscle, contraction synergique dont Kühne (1884) avait montré l'importance.

Telles sont les pièces du procès. Quelles conclusions en tirer?

La réponse est malaisée, et nous nous garderons jusqu'à plus ample informé de prendre position pour ou contre la valeur sensitive neuro-musculaire de ces fibres. On doit se borner à constater que jusqu'ici aucune preuve péremptoire de la nature fusale des fibres grêles n'existe, que la valeur sensitive de ces formations pour être possible n'en est pas moins très hypothétique et que l'interprétation la plus simple, c'est-à-dire le rôle moteur pur de ces fibres, doit être admise provisoirement et jusqu'à plus ample informé.

Le caractère particulier de l'appareil d'innervation ne doit pas

nécessairement nous faire repousser cette hypothèse. Les travaux de Krebs (1905) sur les terminaisons nerveuses dans le muscle de l'étrier nous ont fait connaître un type analogue de terminaison nerveuse au niveau des fibres motrices. C'est celle qui est représentée dans la figure dans le texte de la page 715 et dans les figures 3, 4 et 5 de la planche XXXV, reproduites ci-contre (fig. 8).

Mais dans cette conception, de la nature musculaire de ces fibres, un point doit nous retenir. Il y a donc deux variétés d'éléments moteurs dans le muscle du marteau : des éléments de gros calibre

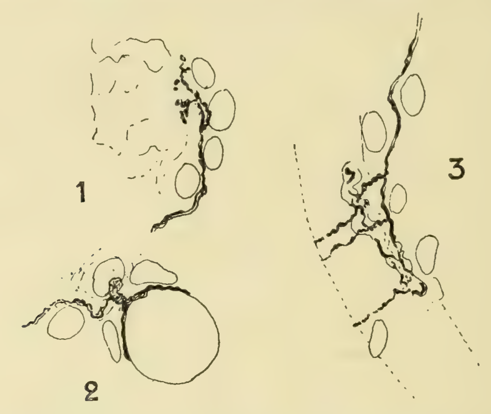


Fig. 9. — *Terminaisons motrices dans le muscle de l'élher, d'après Krebs* (fig. 3, 4 et 5 de la planche). — Bleu de méthylène : 1 et 2, vue transversale : comparer avec fig. 8; 3, vue longitudinale.

et d'autres grêles. A quelles modalités de contraction correspondent les uns et les autres? Question insoluble aujourd'hui.

On trouvera peut-être que nous arrivons, en fait de réponse à la question soumise, à poser surtout des points d'interrogation, mais nous pensons que le fait seul d'être amené à soulever des problèmes nouveaux a quelque intérêt. Or, ici, en ce qui concerne l'objet de nos recherches, nous voyons qu'au lieu de considérer le muscle du marteau comme un muscle moteur ordinaire, ainsi qu'on le faisait implicitement jusqu'ici, nous sommes amené à voir en lui un organe très complexe, à deux modalités fonctionnelles.

Toute théorie physiologique du fonctionnement et du rôle de ce muscle devra tenir compte des faits morphologiques que nous venons de signaler.

III

LES FORMATIONS VÉSICULO-TENDINEUSES

Tout le centre du muscle du marteau est uniquement tendineux. Chaque fibre musculaire se continue par une fibre tendineuse typique qui tout d'abord suit la direction générale de la fibre musculaire, c'est-à-dire une direction radiaire. Puis, après une réunion plus ou moins intime des fibres en faisceaux, on voit les tendons se couder; ils ne sont plus radiaires comme les fibres, mais obliquant plus ou moins vont constituer, en se résumant les uns dans les autres, le tendon conoïde du muscle.

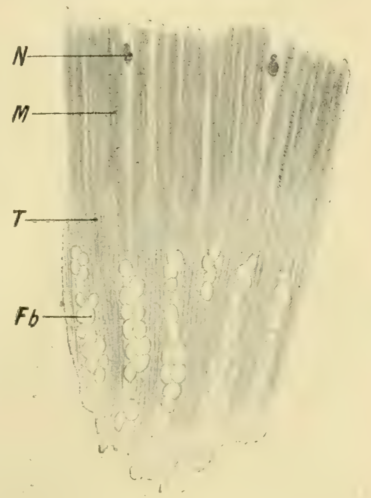


Fig. 10. — *Coupe transversale du muscle à un faible grossissement.* — *M*, fibres musculaires; *N*, coupe transversale de faisceaux nerveux; *T*, tendons; *Fb*, formations fibro-hyalines.

Entre les faisceaux tendineux, dans leur première partie radiaire ou leur deuxième plus ou moins oblique, existent des amas de formations vésiculeuses claires qui donnent au centre de l'organe un aspect spongieux appréciable même à l'œil nu (fig. 10).

Les mailles irrégulières de ce réseau sont constituées par l'accumulation d'éléments vésiculeux volumineux, constitués par une membrane d'enveloppe et un contenu clair qui ne réduit pas l'acide osmique et ne renferme pas de glycogène colorable par l'iode. Il n'y a pas de doute possible : ce sont des éléments *fibro-hyalins* tels que M. Renaut les a le premier signalés dans le nodule sésamoïde du tendon d'Achille de la grenouille, et aussi, avec quelques variantes, dans les tendons fléchisseurs du Poulet (tissu fibro-cartilagineux) et dans les nodules fibro-hyalins des nerfs.

Ces éléments ne sont pas isolés mais groupés en séries allongées de quinze à vingt éléments, quelquefois plus. Ainsi se trouvent disposés entre les faisceaux tendineux des colonnettes rigides. Elles sont séparées des faisceaux tendineux par un tissu conjonctif très lâche et très délicat.

La figure 10 montre la disposition de ces colonnettes à un faible grossissement. La figure 11 les offre en coupe perpendiculaire à leur direction générale.

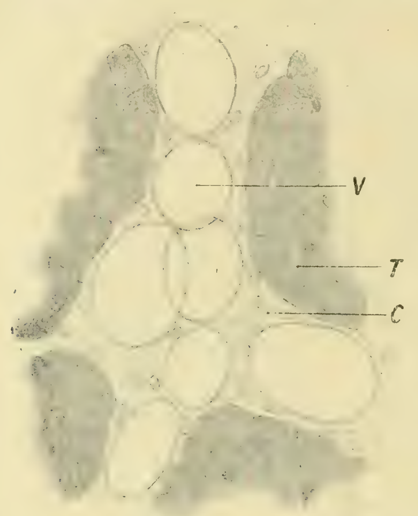


Fig. 11. — *Coupe transversale au niveau d'une colonnette de tissu fibro-hyalin.* — *V*, vésicules; *T*, faisceaux tendineux; *C*, tissu conjonctif lâche.

Il apparaît logique d'attribuer à ces formations du muscle du marteau les mêmes fonctions que dans les autres organes qui en présentent. Leur ensemble apparaît bien constituer de vraies coulisses de glissements pour les tendons, coulisses à billes représentées par ces grosses cellules gonflées et résistantes, et séparées des tendons par un tissu connectif très lâche.

Un rapprochement s'impose entre ces formations et celles, analogues, de divers tendons, auxquelles Retterer a consacré récemment d'importantes recherches morphogénétiques.

IV

CONCLUSIONS

1° Le muscle du marteau chez le chien possède deux catégories très nettes d'éléments musculaires, correspondant chacune à une adaptation fonctionnelle précise.

2° Les deux tiers environ des fibres sont de gros calibre, du type musculaire strié ordinaire et nettement motrices.

3° Le tiers des fibres est de calibre réduit (fibres grêles). Ces fibres sont motrices mais il est possible qu'elles appartiennent à un dispositif sensitif neuro-musculaire de type tout à fait particulier, différent de tout ce que l'on connaît chez les Mammifères.

4° Au niveau de l'appareil tendineux qui fait suite au muscle, un riche dispositif de tissu fibro-hyalin est lié à des phénomènes de glissement des tendons les uns sur les autres.

Index bibliographique [1].

BATTEN. — *Brain*, XX, 1897 (cité d'après Regaud et Favre).
BAUM. — *Inaug. Diss.*, *Würtzburg*, 1899 (cité d'après Regaud et Favre).
BONNIER. — *L'Oreille*, Encycl. Scientifique Leauté, Masson, éd., Paris.
CATTANEO. — *Arch. Ital. de Biologie*, X, p. 337-357 (cité d'après Regaud et Favre).
KERSCHNER. — *Anat. Anzeiger*, III, 1888 (cité d'après Regaud et Favre).
KREBS. — Die Nervenendigungen im Musculus Stapedius, mit besonderen, etc., *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, LXV, p. 704-727, 1905.
KÜHNE. — *Arch. f. Path. Anat.*, t. XXVII, XXVIII, 1863 (cité d'après Regaud et Favre).
MORAT. — Sur l'innervation du muscle du marteau, *Revue de Médecine*, 1911 (Livre jubilaire au prof. R. Lépine).
PENONCITO. — *Arch. Ital. de Biologie*, XXXVI, 1901 (cité d'après Regaud et Favre).
POLICARD. — Sur quelques points de la structure du muscle du marteau chez le Chien, *C. R. Soc. de Biologie*, 1913, 11 et 25 janvier.
PRENANT. — Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires, *Journ. Anat. et Physiologie*, LXVIII, 1912.
REGAUD et FAVRE. — Les terminaisons nerveuses et les organes nerveux sensitifs de l'appareil locomoteur, *Rev. gén. d'Histologie*, I, fasc. 1, 1904.
RENAUT. — Article « Système nerveux » du *Dictionnaire Dechambre*, 1878.
— Recherches sur la transformation vésiculeuse des éléments cellulaires des tendons, *Arch. de Physiologie*, 1872.
— *Traité d'histologie pratique*, I, fasc. 1, 1889 et fasc. 2, 1893.
RETTERER. — Série de notes in *C. R. Soc. de Biologie*, 1911 et 1912.
SAND. — *C. R. Assoc. des Anatomistes*, réunion de Bruxelles, 1910.
SCHIEFFERDECKER, 1902-1909 (cité d'après Prenant).
SIHLER. — *Cleveland Medical Gazette*, II, 1896 (cité d'après Regaud et Favre).
WEISS et DUTIL. — *Archives de Physiologie*, XXVIII, 1896 (cité d'après Regaud et Favre).

1. Les indications bibliographiques d'ordre général ont été fournies par les revues fondamentales de Regaud et Favre (1904) et de Prenant (1911). Nous rappelons que le présent travail ne constitue pas une revue générale sur la structure du muscle du marteau.

Bibliographie.

The teratology of Fishes, par James Gemmil, chez J. Maclehose, Glasgow, 1912.

J. James Gemmil vient de publier sur les *monstruosités des poissons* un volume in-4° de 62 pages, illustré de 26 planches qui contiennent 114 figures.

Dans le premier chapitre, il traite de la *monstruosité double*, observée surtout chez la truite et le saumon (historique, classification, étiologie, développement, structure, modes d'union, etc.). Le deuxième chapitre comprend la *monstruosité triple*; le troisième, la *cyclopie*; le quatrième, d'autres anomalies, telles que *l'hermaphrodisme*, *les malformations* de la colonne vertébrale et de divers organes.

Gemmil a fait œuvre éminemment utile; chacun pourra suivre sur les dessins les caractères morphologiques qui distinguent les monstruosités et les modifications que subissent les organes. Des descriptions et des explications simples et claires complètent la démonstration. Une littérature fort étendue achève de rehausser la valeur du livre.

Éd. Retterer.

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD

7514

XLIXe ANNÉE, 1913. N° 4. — JUILLET-AOUT

Journal de l'Anatomie

et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

G. LOISEL
Directeur du Laboratoire d'Embryologie générale à l'Ecole des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Toulouse.

SOMMAIRE



LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro . . . . 6 fr. »
Un an, pour Paris. . . . . 30 »
— pour les départements et l'étranger. . . . . 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique*.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6ᵉ).

Granules et Substances réduisant l'Iodure d'Osmium

Par Ch. CHAMPY,

Chef de Laboratoire à la Faculté de Médecine.

Lorsqu'on mélange une solution d'acide osmique : (tétroxyde d'osmium) à une solution d'iodure alcalin, il se développe une coloration jaune pâle. Les ouvrages classiques de chimie minérale indiquent que l'iode déplacé est mis en liberté et colore le liquide en jaune. Il n'en est rien, car si le liquide est agité avec du chloroforme ou du sulfure de carbone, ces solvants ne peuvent en extraire la moindre trace d'iode. Il semble donc certain que cette coloration jaune est due à la présence d'une combinaison dont je n'ai pas trouvé l'indication, soit un iodure d'osmium, soit un iodosmiate alcalin. Je n'ai pu, dans un laboratoire qui n'est pas outillé pour ce genre de recherches, déterminer, même approximativement, ce que peut être ce corps. Je me suis intéressé surtout à ses propriétés histologiques, qui diffèrent remarquablement de celles du tétroxyde d'osmium, couramment employé en micrographie.

Le corps produit dans les conditions que je viens d'indiquer doit être très facilement dissociable et les solutions renferment toujours une certaine quantité de tétroxyde d'osmium libre, quel que soit l'excès d'iodure alcalin qu'on y ajoute. Ces solutions ont donc, en outre de leurs propriétés particulières, les propriétés des solutions de tétroxyde, ce qu'il est important de faire ressortir.

Le corps nouveau se distingue du tétroxyde au point de vue spécial de l'histologie, par sa plus grande diffusibilité et parce qu'il est réduit par des substances qui ne réduisent pas l'acide osmique. Ce

sont ces substances répandues dans les cellules les plus diverses auxquelles je m'intéresserai pour le moment.

Voici la technique à laquelle je m'arrête à présent.

On prépare, au moment de s'en servir, un mélange de :

Acide osmique, 2 p. 100	1 partie.
Iodure de sodium, 3 p. 100	3 —

Il se produit une coloration jaune doré.

Les fragments de tissus sont placés dans ce mélange. Il faut avoir soin de choisir des fragments relativement gros (cubes de 5 ou 6 mm. de côté, organes gros comme un pois). Si l'on prend des fragments très petits, comme ceux qu'on emploie avec les solutions osmiquées d'usage classique, on obtient une fixation et une imprégnation par l'acide osmique en excès et non par le corps nouveau dont l'action est toujours masquée par celle de l'acide osmique dans les couches superficielles. La grande diffusibilité de la substance colorée lui permet de fixer toujours très convenablement, et quelquefois excellemment, le centre de pièces de la taille indiquée plus haut. Il gagne alors de vitesse l'acide osmique dont le faible pouvoir pénétrant est connu des micrographes, et on obtient dans les parties centrales des pièces une fixation et une imprégnation par lui seul. Les pièces sont laissées dans le liquide fixateur vingt-quatre heures au moins. Le liquide se colore en brun; il doit toujours y en avoir en excès, de telle sorte qu'il ne se réduise pas complètement en vingt-quatre heures. Après vingt-quatre heures, on monte à la paraffine par l'alcool-toluène et on coupe. Les corps réducteurs sont colorées en noir intense sur fond gris pâle. On peut colorer ensuite par la méthode d'Altmann ou l'hématoxyline au fer. La première de ces colorations est de beaucoup préférable.

Il arrive quelquefois, surtout après un séjour trop long dans le fixateur, que le fond des préparations est coloré en jaune, ce qui ne permet guère une coloration ultérieure. On remédie à cet inconvénient en blanchissant les coupes avec de l'eau oxygénée très faible, ou mieux avec une solution de persulfate de potassium qui oxyde plus lentement et permet de blanchir le fond sans décolorer les grains colorés en noir.

On différenciera les graisses qui réduisent l'acide osmique des corps imprégnés par l'iodure d'osmium.

1° Par comparaison avec un fragment du même organe fixé au liquide de Flemming;

2° Par comparaison du centre des pièces avec la périphérie, où la fixation est due exclusivement à l'acide osmique.

Le plus souvent, il est facile de distinguer les corps qui réduisent l'iodure d'osmium et qui s'imprègnent en noir de charbon des substances grasses qui réduisent l'acide osmique et qui ont une teinte généralement moins foncée. D'ailleurs, dans beaucoup de cas (foie, testicule, surrénale), les graisses se dissolvent après imprégnation par l'acide osmique qu'elles réduisent en gris et non en noir. Il est par contre un certain nombre de cas où le contrôle par une préparation fixée au liquide de Flemming est strictement nécessaire.

J'ai appliqué cette méthode sur les tissus les plus divers. On ne peut dire que ses résultats soient strictement constants, mais ils ne varient certainement pas plus qu'avec toute autre méthode histologique. J'ai obtenu les mêmes images avec une constance que ne m'a pas offerte la méthode de Benda par exemple.

Parmi les résultats obtenus, je citerai seulement quelques exemples[1].

Cellules sexuelles.

Je me suis adressé aux cellules sexuelles mâles des Batraciens, que je connais bien et où il m'était facile de situer les grains réducteurs[2] par rapport aux autres organites de la cellule.

J'ai imprégné dans les spermatogonies de grenouille et de salamandre des grains de taille inégale dont les plus petits sont de la taille des mitochondries granuleuses que j'ai décrites dans ces éléments et dont les plus gros sont d'un diamètre au moins quadruple.

1. Ce travail ne doit être considéré que comme une note préliminaire un peu développée.

2. Pour éviter l'emploi continuel de périphrases, je désignerai ces grains réducteurs sous le nom de Catalyosomes (de καταλύω = décomposer, réduire), ou plus simplement sous le nom de lyosomes (λυω a à peu près le même sens, quoique ce mot s'applique moins exactement ici).

Ces grains ont le même mode de groupement que les mitochondries: tantôt ils sont répartis également dans tout le cytoplasme; tantôt ils sont groupés autour du centrosome en un amas dense qui peut se produire aussi indépendamment du centrosome, mais qui n'est jamais aussi volumineux et aussi dense que le corps mitochondrial.

On observe des images de dispersion assez comparables à celles de résolution des corps mitochondriaux : anneaux, croissants, etc.

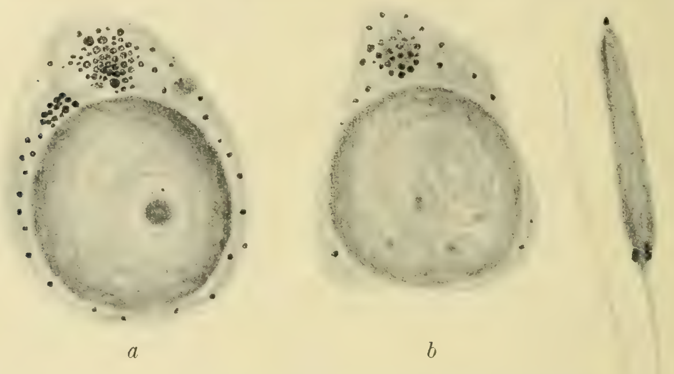


Fig. 1. — Éléments sexuels de Rana esculenta. — *a*. spermatogonie avec plusieurs groupes de grains; *b*, spermatocyte, grains réducteurs groupés autour de la sphère; *c*, spermatozoïde, imprégnation de la pièce intermédiaire et de l'acrosome.

La première idée qui devait venir à l'esprit est celle de l'identité entre les grains mitochondriaux et les lyosomes, mais cette identité n'est pas soutenable : ces derniers corps sont de taille inégale, tandis que les grains mitochondriaux sont de taille égale les uns aux autres.

Les lyosomes sont toujours bien moins abondants dans les cellules sexuelles que les mitochondries; enfin, on peut, en colorant par la méthode d'Altmann, voir les mitochondries en même temps que les granulations qui nous occupent. On n'obtient pas de très belles images mitochondriales, mais elles sont suffisantes pour s'assurer que les mitochondries et les grains réducteurs sont deux choses différentes.

Il faut admettre alors que les lyosomes suivent les mitochondries, qu'ils dépendent d'elles. Comment peut-on comprendre cette

dépendance? La transformation des mitochondries en corps réducteurs l'expliquerait suffisamment. Il est très probable d'ailleurs qu'il y a superposition d'une partie des lyosomes avec une partie des mitochondries. Ainsi, la gaine mitochondriale de la base du flagelle est souvent imprégnée par le mélange d'iodure et d'acide osmique.

Cellules épithéliales.

Une préparation de l'épithélium de l'œsophage des Batraciens (fig. 2) montre, dans les cellules cylindriques ciliées, un amas de grains situés au-dessus du noyau. Ces grains sont petits et assez irréguliers. Dans les cellules à mucus, la méthode colore de petits grains situés entre le noyau et le calice muqueux. Ces grains sont, je crois, assez exactement superposables aux grains du mucigène. Dans le calice muqueux, on trouve, entre les boules de mucus les plus proches du noyau, quelques petits grains noirs situés par conséquent au niveau des mailles du réseau cytoplasmique.



Fig. 2. — Cellules de l'épithélium œsophagien d'une jeune Salamandre. — Imprégnation des grains de mucigène dans la cellule à mucus (à gauche). Granules sus-nucléaires dans les cellules épithéliales.

Les boules du mucus se teintent en gris notablement plus foncé que le reste du cytoplasme et du noyau.

Dans l'épithélium intestinal (fig. 3), on décèle des grains peu nombreux situés non au contact du noyau comme dans l'œsophage, mais dans la région précise où j'ai noté la production de grains, de

sortes de larmes à l'extrémité des chondriocontes. J'ai observé cette disposition aussi bien chez les Batraciens que chez les Mammifères. Les cellules à mucus ne diffèrent pas de celles de l'œsophage.

Les cellules granuleuses migratrices (leucocytes) renferment de nombreuses et grosses boules imprégnées dans des tons qui varient du noir au gris jaunâtre. Le plateau strié et les grains de mucus

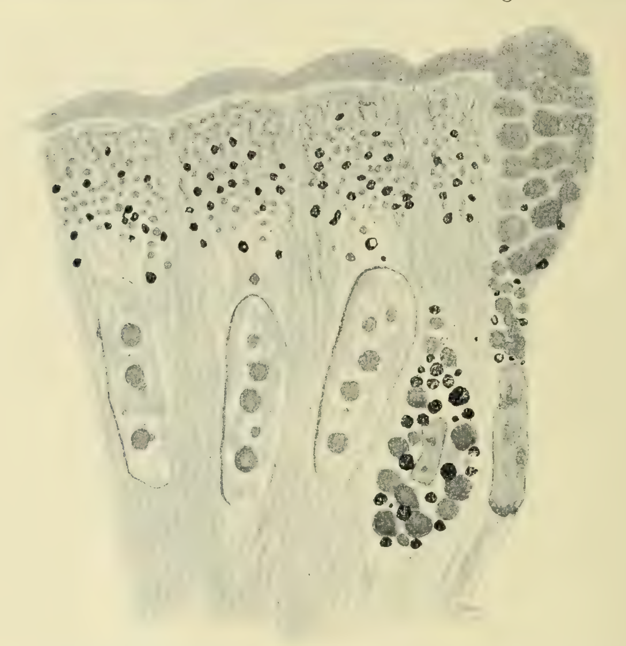


Fig. 3. — Épithélium intestinal de Rana temporia. — Fixation au liquide osmium-iodure. Coloration d'Altmann. — On distingue bien les grains imprégnés en noir intense des mitochondries faiblement teintés. Une cellule granuleuse renferme de nombreuses boules colorées en noir.

sont colorés en gris. Cette réaction du plateau strié est constante dans l'intestin et s'observe aussi bien chez l'ascaris que chez les mammifères.

Dans l'épithélium intestinal du lombric, on imprègne de très nombreux grains, qui paraissent correspondre à des grains de sécrétion qu'on met en évidence par d'autres méthodes.

Dans les canaux biliaires intrahépatiques des Batraciens, j'ai obtenu l'imprégnation de boules très grosses, situées autour des

noyaux, et de grains plus petits vers la lumière du canal (fig. 4). Dans les canaux excréteurs du testicule des Batraciens, j'ai obtenu des images analogues (fig. 5).

Cellules glandulaires.

J'ai signalé déjà l'existence de grains réducteurs dans les cellules pancréatiques. Ces grains sont situés au-dessus des grains de zymogène dans la zone intermédiaire aux chondriocontes et aux grains de zymogène (Batraciens), ou entre les grains de zymogène (lapin). Ils sont toujours peu nombreux.

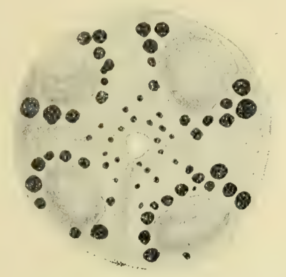


Fig. 4. — Canal biliaire dans un foie de grenouille. — Boules irrégulières groupées autour du noyau.



Fig. 5. — Cellule à fouet central des voies efférentes du testicule de Salamandre. — Grains localisés au pôle supérieur du noyau.

On retrouve ces grains plus ou moins abondants dans les cellules glandulaires les plus diverses.

Dans le foie des Batraciens (fig. 6), la méthode imprègne des granules de taille variable, localisés au pôle biliaire de la cellule. Ces granules paraissent être des grains de sécrétion. On rencontre au pôle vasculaire des cellules quelques rares corps réducteurs et d'abondants granules graisseux qui s'en distinguent par leur teinte grisâtre. Dans le foie des mammifères, on obtient des images analogues avec une localisation moins nette.

Dans les glandes cutanées des Batraciens (glandes à venin de la Salamandre), on imprègne en brun plus ou moins foncé quelques-uns des grains de sécrétion, mais leur coloration se rapproche plutôt de celle que prennent parfois les nucléoles. Les véritables lyosomes se colorent en noir de charbon, ce sont des grains

plus petits situés dans le cytoplasme basal et sur les mailles du réseau cytoplasmique intergranulaire. Ces grains sont constamment plus abondants et plus gros dans la région juxtanucléaire.

Dans les cellules des glandes à sécrétion interne, dans la surrénale par exemple (fig. 7), la situation des lyosomes est exactement la même : ils occupent le réseau cytoplasmique entre les enclaves graisseuses et plus particulièrement les nœuds du réseau, c'est-à-dire les parties les plus épaissies.

Les cellules chloragogènes du lombric sont littéralement bourrées de grains réducteurs qui ne correspondent que partiellement aux grains de sécrétion révélés par d'autres méthodes dans ces éléments.

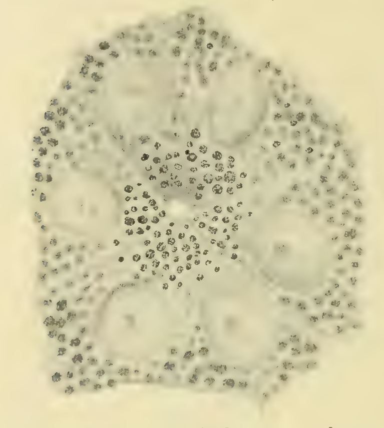


Fig. 6. — Acinus du foie de Rana esculenta. — Les granules sont localisés au pôle biliaire des cellules.

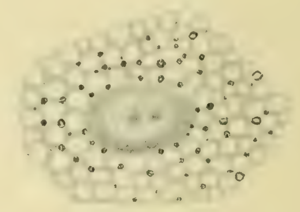


Fig. 7. — Cellule de la zône fasciculée d'une glande surrénale de cobaye après dissolution des graisses. — Les granules réducteurs sont situés sur les nœuds du réseau cytoplasmique.

On doit faire une place à part, à côté des cellules glandulaires, aux éléments des tubes urinaires. Dans tous les segments du tube urinaire, on peut mettre en évidence des grains réducteurs. Dans la néphridie du lombric (fig. 8) on trouve, dans le segment à bordure en brosse et à pinceau de cils, des grains de taille moyenne, peu nombreux, répartis également dans tout le cytoplasme et entre lesquels on distingue des grains de sécrétion non colorés. Dans le segment strié, les lyosomes sont localisés au pourtour de la lumière du canal. Ils sont petits et quelquefois assez nettement sériés. Dans la portion à paroi mince, on rencontre de nombreuses boules, très grosses, de taille inégale.

Dans le segment sécréteur du corps de Wolf des Vertébrés infé-

rieurs, j'ai coloré, par ma méthode, des grains qui me paraissent être des grains de sécrétion; ils sont localisés à la partie supérieure de la cellule, sans toutefois s'approcher très près de la bordure en brosse; on les rencontre aussi sur les faces latérales du noyau. Je les ai observés avec un aspect très comparable chez la lamproie et chez les Batraciens (fig. 9 et 10). Chez ces derniers, chez la grenouille notamment, ils semblent affecter la forme d'un anneau ou d'une calotte; ils sont de taille très égale, contrairement à ce qu'on observe dans la plupart des autres éléments.

Dans le segment strié, ils affectent la même disposition que dans

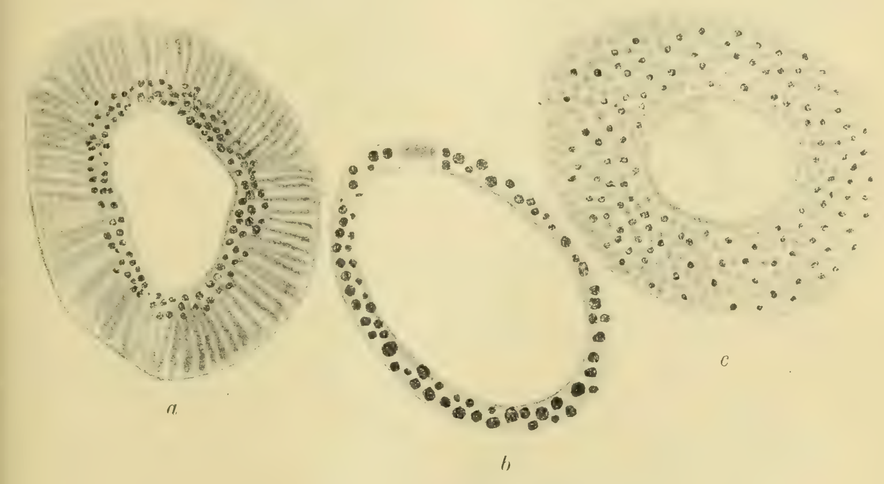


Fig. 8. — Trois segments d'une néphridie de Lombric. — *a*, segment strié, granules réducteurs localisés au pourtour de la lumière du tube; *b*, segment à paroi mince avec nombreux corps réducteurs; *c*, segment à bordure en brosse et à flamme vibratile, grains réducteurs épars parmi d'autres enclaves.

le segment strié de la néphridie des vers. Dans les cellules du collet du glomérule, on rencontre quelques grains petits, peu nombreux au-dessus du noyau (fig. 9).

Cellules mésenchymateuses et dérivées du mésenchyme.

Les cellules cartilagineuses (fig. 11) renferment des lyosomes peu abondants et peu nombreux. Les cellules conjonctives en renferment aussi; généralement, ils sont assez gros et peu nombreux.

J'ai obtenu une fois l'imprégnation de grains très nombreux dans les plus fins prolongements cytoplasmiques des cellules mésenchymateuses étoilées d'une larve de salamandre.

Les cellules endothéliales montrent fréquemment de petits grains

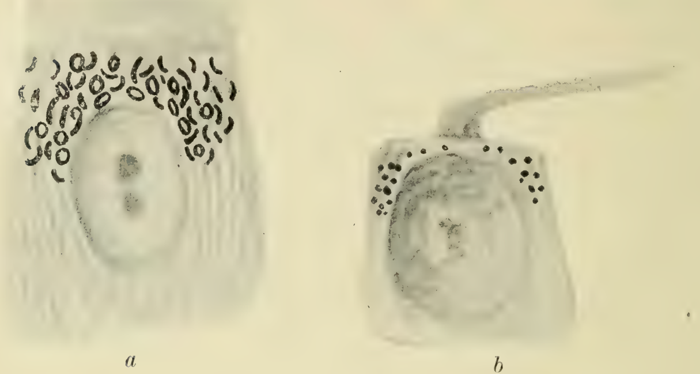


Fig. 9. — Deux cellules du tube urinaire de la grenouille. — *a*, segment à bordure en brosse avec plaquettes nombreuses imprégnées ; *b*, collet du glomérule. Grains réducteurs peu nombreux.

dans la mince couche cytoplasmique sus- et juxtanucléaire (fig. 12).

Les leucocytes renferment des lyosomes assez abondants. Les leucocytes hyalins en renferment moins que les leucocytes granuleux. Dans ces derniers éléments, les corps réducteurs sont différents des granulations leucocytaires par l'inégalité de leur taille et leur nombre moins considérable. Certains leucocytes des Batraciens, où le rouge neutre met en évidence de grosses boules irrégulières, présentent avec la méthode iodure-osmium des boules irrégulières très semblables à celles qu'on met en évidence par les colorants vitaux (fig. 12). Les érythrocytes des Amphibiens présentent quelquefois une granulation, deux au plus, aux pôles du noyau. Certaines cellules du parenchyme des vers renferment de très nombreux lyosomes. Je n'ai pas encore pu identifier sûrement ces éléments.



Fig. 10. — Cellules d'un tube à bordure en brosse du rein de la lamproie. — Nombreux grains réducteurs localisés dans la région sus-nucléaire. Les mitochondries apparaissent faiblement colorées par la méthode d'Altmann.

Cellules musculaires.

Les corps réducteurs sont généralement peu abondants dans le muscle. Ils sont toujours localisés, comme on doit s'y attendre, au sarcoplasme. Dans le muscle lisse, on ne les trouve guère dans les minces travées de sarcoplasme interfibrillaire. Dans les cellules musculaires lisses de la tunique intestinale, on ne les rencontre qu'aux pôles du noyau. Dans les cellules musculaires de la sangsue et des vers, on trouve quelques grains imprégnés, assez peu abondants, dans l'axe sarcoplasmique et on n'en rencontre pas entre les fibrilles dans la région corticale.

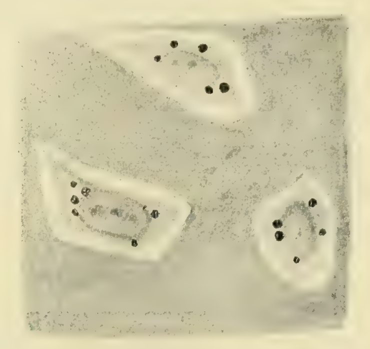


Fig. 11. — Cellules du cartilage vertébral d'une larve de Salamandre. — Grains peu nombreux.

Dans le muscle strié, ils s'observent aussi, avec une prédilection remarquable, dans les grosses travées de sarcoplasme et semblent d'autant plus abondants que les travées de sarcoplasme qui séparent les colonnettes sont plus développées. Ils sont assez gros et irréguliers. Ils sont un peu plus abondants au voisinage des noyaux.

Cellules nerveuses.

Les grains qui s'imprègnent par le mélange d'acide osmique et d'iodure sont particulièrement abondants dans les cellules nerveuses. Ces grains sont de taille assez égale, répartis entre les corps de Nissl et se superposant très exactement aux grains d'Altmann-Schridde. On rencontre généralement en un point de la cellule, à la base du cylindre-axe, aux environs de l'amas pigmentaire ou entre les grains de pigment, des lyosomes plus gros et irréguliers, et aussi plus serrés.

Les petits grains situés entre les corps de Nissl se continuent dans les prolongements cytoplasmiques aussi bien que dans le cylindre-axe, et ils y sont même particulièrement abondants, si bien

que, sur une coupe de substance grise de la moelle, on reconnaît aisément les prolongements des cellules nerveuses bourrés de grains noirs au milieu du lacis de fibres névrogliques.

Les cellules névrogliques renferment aussi des grains réducteurs, mais ils sont bien moins abondants que dans les cellules nerveuses.

L'abondance des granules imprégnés par cette méthode paraît croître à mesure qu'on s'éloigne des cellules nerveuses, si bien que les terminaisons nerveuses en sont littéralement bourrées. C'est de cette manière qu'on peut expliquer la fréquence avec laquelle on obtient l'imprégnation des terminaisons nerveuses, alors même que les lyosomes des cellules voisines ne sont pas colorés. Lorsqu'on s'adresse à des éléments favorables, par exemple ceux des plexus nerveux de la sangsue, on peut s'assurer sur les coupes fines que l'imprégnation des rameaux nerveux n'est pas due à l'imprégnation des neurofibrilles, mais à la coloration de grains nombreux et serrés situés dans le neuroplasma entre les neurofibrilles, autant qu'on en peut juger.

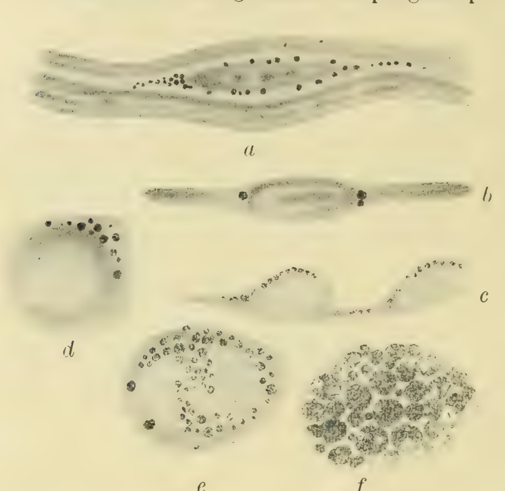


Fig. 12. — Grains réducteurs dans divers éléments. — *a*, cellule conjonctive (tissu conjonctif fibreux chez une salamandre adulte); *b*, érythrocyte de grenouille; *c*, endothélium vasculaire (salamandre); *d*, *e*, *f*, leucocytes de la rate de grenouille; *d*, lymphocyte; *e*, polynucléaire.

La méthode peut donc être employée comme méthode d'imprégnation des terminaisons nerveuses, et on obtient souvent des images de ces terminaisons aussi parfaites qu'avec aucune autre méthode (fig. 14). Le plus gros inconvénient que j'ai trouvé à cette application spéciale de la technique est la difficulté considérable qu'on rencontre lorsqu'on veut colorer les terminaisons nerveuses super-

ficielles[1], et elles le sont presque toutes. On obtient ainsi très difficilement l'imprégnation des terminaisons nerveuses sensitives; par contre, il est facile de mettre en évidence les terminaisons motrices glandulaires ou musculaires. On a généralement une imprégnation en noir des terminaisons nerveuses, avec un aspect qui rappelle celui des préparations par la méthode de Golgi.

Dans un certain nombre de nerfs intéressés en coupe longitu-



Fig. 13. — Grains réducteurs dans les cellules nerveuses. — *a*, cellule des cornes antérieures de la moelle du veau; *b*, prolongement protoplasmique d'une de ces cellules; *c*, cellule de la zône motrice du bulbe de grenouille.

dinale, j'ai imprégné des anneaux noirs (fig. 15); je ne puis dire avec certitude s'ils correspondent aux étranglements de Ranvier.

Éléments divers.

Enfin, j'ai essayé cette méthode d'imprégnation sur diverses cellules pathologiques, notamment sur les cellules néoplasiques. J'y ai trouvé constamment des granules réducteurs, mais leur nombre et leur taille varient selon le néoplasme envisagé et même dans un même néoplasme, notamment dans les épithéliomas. La description des divers aspects m'entraînerait trop loin, j'y reviendrai ailleurs.

Sur les cellules végétales, on obtient des résultats sensiblement différents de ce qui se produit dans les tissus animaux. J'ai obtenu souvent une coloration gris foncé de la chromatine (noyaux des grains de pollen de lys, du sac embryonnaire de lys). Divers

1. Pour les raisons indiquées plus haut.

leucites se teintent assez souvent en gris jaunâtre. Les seules choses qui se colorent en noir franc sont des vacuoles. Tantôt ces vacuoles se colorent complètement en noir, notamment lorsqu'elles sont de très petite taille; tantôt on n'arrive qu'à imprégner une légère pellicule noire au pourtour de la vacuole. On obtient ainsi

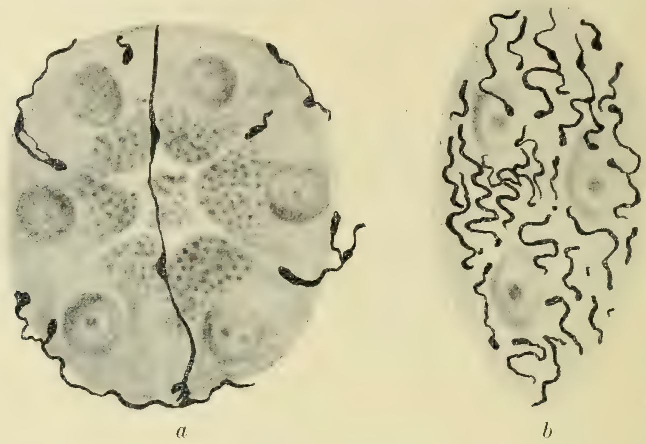


Fig. 14. — Imprégnation de terminaisons nerveuses par la méthode osmium-iodure. — *a*, dans la glande séreuse de la base de la langue du lapin ; *b*, dans un ganglion du plexus d'Auerbach du lapin.

des images souvent un peu difficiles à débrouiller, et que je n'ai pas encore étudiées complètement.

Dans le protoplasme de divers infusoires, je suis parvenu à imprégner des grains noirs de taille assez égale.

Relations des lyosomes avec les autres organismes de la cellule.

Après avoir recherché quel est l'aspect et la localisation des grains réducteurs dans diverses espèces cellulaires, je me suis efforcé de déterminer leur signification et je dois dire que je ne suis pas arrivé sur ce point à une certitude absolue. Ce ne sont donc que des hypothèses que je vais formuler ici.

Tout d'abord je pourrais dire que les lyosomes sont un organe permanent et nécessaire de la cellule : on les trouve partout. Ils passent vraisemblablement dans les spermatozoïdes et dans les œufs. On les trouve dans les cellules embryonnaires dès les premiers stades du développement. Cette formule *d'organe permanent*

et nécessaire de la cellule, dont il est de mode d'user et d'abuser, me paraît un peu prématurée dans ce cas, de même qu'elle me paraît avoir été employée souvent un peu à la légère dans un certain nombre d'autres. Je ne la retiendrai pas. Au lieu de faire des lyosomes une entité spéciale, je m'efforcerai de rechercher s'ils ne se superposent pas, au moins partiellement, à des formations connues, s'ils ne sont pas liés génétiquement à d'autres organites de la cellule; en un mot, je les envisagerai au point de vue dynamique plutôt qu'au point de vue purement morphologique.

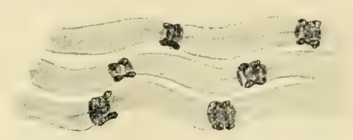


Fig. 15. — Imprégnation d'anneaux autour des fibres nerveuses (nerf rachidien) d'une salamandre.

Grains de secrétion. — Parmi les corps colorés en noir par l'osmio-iodure, il en est qui sont d'incontestables grains de sécrétion, ceux des cellules rénales ou hépatiques par exemple. Il faut remarquer cependant que la méthode que j'indique ne colore jamais la totalité des grains de sécrétion, mais une partie seulement d'entre eux. Dans les cellules glandulaires nettement polarisées, on ne rencontre presque jamais de grains réducteurs au pôle excréteur de la cellule; on les rencontre avec une remarquable régularité au-dessous des grains de sécrétion qui sont situés le plus loin du pôle d'excrétion.

Il est possible cependant que des grains de sécrétion constitués de substances particulièrement réductrices, soient imprégnés par cette méthode, ainsi que c'est sans doute le cas pour une partie des grains imprégnés dans les glandes à venin de salamandre, mais ce n'est là qu'une exception.

La plupart du temps, les lyosomes semblent précéder dans leur genèse les grains de sécrétion. L'exemple des cellules à mucus où les grains imprégnés correspondent assez exactement aux grains de mucigène me paraît démonstratif. Les exemples de la surrénale, des glandes venimeuses, etc., où les grains occupent les mailles du réseau, situation qu'on s'accorde à considérer comme précédant celle des grains de sécrétion, sont également assez décisifs.

On peut donc dire, je crois, que, dans les cellules glandulaires, les lyosomes précèdent généralement les grains de sécrétion définitifs.

En même temps, tantôt ils correspondent à des grains présécrétoires visibles par d'autres méthodes : grains de mucigène; tantôt ils ne correspondent pas à des grains visibles avec d'autres techniques. Dans le cas du rein de la lamproie, on trouve avec les autres méthodes (fixation à l'acide osmique par exemple), de simples vacuoles, à la place des grains réducteurs. On peut en déduire que la substance réductrice peut être fixée sur des corps plus fluides que le cytoplasme (vacuoles) ou au contraire plus denses (granules). Dans ce dernier cas, il s'y ajoute sans doute une autre substance, qui constitue un substratum, car les granules ne se colorent ni plus facilement, ni plus intensément que les vacuoles.

Mais, si les lyosomes précèdent les enclaves, ce qui me frappe, c'est la similitude de ces grains entre eux qui s'oppose à la diversité des grains de sécrétion. En effet, on retrouve les corps réducteurs avec la même réaction aussi bien dans les cellules à mucus que dans les cellules pancréatiques, dans celles des glandes à venin, dans les cellules de la surrénale, etc., c'est-à-dire qu'ils précèdent des enclaves dont la nature chimique est des plus variées. Il faut donc admettre qu'ils représentent une souche commune d'où dérivent les enclaves les plus variées.

D'autre part, il existe en abondance des grains réducteurs dans des cellules où l'élaboration glandulaire ne paraît pas spécialement active : canaux excréteurs des glandes, segment strié du corps de Wolf, cellules du collet du glomérule, etc. Ils ont l'air d'être le début d'une sécrétion qui reste purement virtuelle.

Mitochondries. — Les relations des grains réducteurs avec les mitochondries sont aussi des plus intéressantes. L'exemple des spermatogonies des Batraciens indique qu'ils ont quelque chose de commun, que les lyosomes suivent les mitochondries dans leur groupement. Dans les cellules de l'épithélium intestinal on observe ces corps précisément dans la région où j'ai montré que les chondriocontes se terminent en une sorte de larme et se résolvent volontiers en grains[1].

1. Lévi, chez Géotriton, nie cette transformation, qui est évidente dans d'autres objets. Il faut croire que Géotriton est un objet bien défavorable. Je répondrai d'ailleurs à Lévi dans un autre article.

Les lyosomes se superposent à une partie de ces grains, aux plus petits, c'est-à-dire aux plus récemment formés, semble-t-il. Il semble donc que les granules imprégnés par l'iodure d'osmium succèdent directement aux mitochondries, aux chondriocontes, dans la série des étapes suivant lesquelles les mitochondries se transforment en enclaves diverses. Cela explique bien la similitude des lyosomes dans les diverses cellules sécrétrices. Les mitochondries sont, elles aussi, identiques dans les éléments les plus divers, et on comprend que les grains qui en proviennent directement soient aussi très semblables chimiquement.

Les relations des lyosomes avec les mitochondries sont évidentes aussi dans les cellules glandulaires, dans les cellules nerveuses (si du moins les pains d'Altmann-Schridde sont de nature mitochondriale), dans les cellules des glandes à sécrétion interne et dans divers éléments dont la structure n'est pas orientée.

La situation des grains réducteurs dans diverses cellules glandulaires polarisées précise leur signification; ils sont situés, avons-nous dit, au-dessous des grains de sécrétion, c'est-à-dire entre les grains de sécrétion et les mitochondries. Cette disposition mène naturellement à penser qu'ils représentent un stade intermédiaire entre la mitochondrie et le grain de sécrétion.

Leur présence dans des cellules où on ne rencontre guère de grains de deutoplasme : épithélium de l'œsophage, tube strié du corps de Wolf, indique sans doute que les mitochondries commencent une transformation qui ne s'achève pas, que ces cellules sont sécrétoires en puissance.

En somme, si j'extrais des corps réducteurs ceux qui sont sans doute des grains de sécrétion, il en reste le plus grand nombre qui apparaissent comme représentant un stade de la transformation des mitochondries en enclaves diverses.

Les lyosomes ne sont déjà plus des organes élémentaires de la cellule, ils ne sont pas encore des enclaves. On doit leur faire une place entre le protoplasma et le deutoplasme. Ils diffèrent des éléments de la structure protoplasmique par la variété de leur aspect et de leur quantité dans les diverses cellules, mais ils diffèrent du deutoplasme par un caractère fondamental : leur similitude

(et c'est d'une similitude chimique qu'il s'agit à coup sûr[1]) dans les éléments les plus divers. A cause de ce caractère important, il vaudrait mieux les comprendre parmi les éléments de la structure du protoplasma que de les classer parmi les enclaves.

Grains colorables au bleu de méthylène. — Si les lyosomes ressemblent à quelque chose de connu, c'est bien aux granules colorables par les colorants vitaux, et plus particulièrement par le bleu de méthylène. L'existence de grains colorables par le bleu de méthylène a été signalée par Dogiel et ses élèves dans les éléments les plus divers. Dans un grand nombre de cas, j'ai obtenu une superposition exacte de l'image du bleu de méthylène et de l'image obtenue par l'iodure d'osmium : leucocytes, cellules musculaires, etc. Dans un certain nombre d'autres cas : épithélium intestinal, on obtient des différences sensibles, le bleu colorant plus de choses que d'iodure d'osmium. D'ailleurs, les résultats de la méthode vitale au bleu de méthylène sont plus inconstants que ceux de la méthode que j'indique.

La similitude la plus grande entre les deux méthodes est la coloration vive que les cellules et surtout les terminaisons nerveuses prennent avec l'une aussi bien qu'avec l'autre. Les substances qui fixent le bleu sont sans doute nombreuses et plus variées que celles qui réduisent le mélange osmio-iodure, mais il m'a semblé que toutes les substances mises en évidence par cette dernière méthode pouvaient fixer aussi le bleu de méthylène.

Nature chimique des substances imprégnées par l'iodure d'osmium.

Dès que j'ai obtenu la réaction que j'étudie ici, je me suis efforcé de déterminer par des expériences *in vitro* quelles substances étaient susceptibles de réduire la combinaison contenue dans le mélange osmium-iodure. Ces recherches m'ont déjà entraîné très loin sans me donner de résultats définitifs. Je donnerai cependant quelques réactions du mélange fixateur que j'ai indiqué.

Les graisses neutres et acides gras divers ne s'y colorent pas

1. Il ne peut s'agir ici que d'une réaction dépendant de la nature chimique et non du degré plus ou moins grand de condensation.

autrement que dans la solution d'acide osmique, et il faut, je crois, attribuer leur coloration à l'acide osmique libre qui existe constamment dans la solution, le composé étant, comme je l'ai dit, facilement dissociable.

Les acides minéraux : chlorhydrique, azotique, iodhydrique, développent instantanément une coloration vert émeraude qui vire assez rapidement au jaune brun, puis au rouge sanguine. Il y a réduction à chaud.

Les acides organiques agissent de façon assez variée, que je le résume dans le tableau ci-dessous :

ACIDE	RÉACTION A FROID	RÉACTION APRÈS UN TEMPS (10-15 minutes)	RÉACTION A CHAUD
Acétique...	Coloration vert très foncé immédiate.	Persiste.	Vire au rouge brun.
Butyrique..	Rien. — Puis la solution fonce peu à peu.	Puis vire au vert foncé, puis réduction partielle et précipité noir.	Réduction (précipité noir et décoloration du liquide).
Lactique...	Coloration brune fonce lentement.	Vire au vert foncé.	Vire au rouge brun et précipité noir, puis pâlit et se recolore.
Tartrique ..	Coloration vert très foncé immédiate.	Persiste.	Vire au rouge brun.
Oxalique...	Coloration rouge brun.	Vire au vert.	Pâlit.
Benzoïque..	....	Verdit très lentement.	Coloration jaune pâle.
Salycilique .	Coloration verdâtre.	Puis jaune brun.	Réduction.
Margarique.	....	Coloration verdâtre très lente des cristaux[1].	»
Oléique	Coloration noire due à OSO^4 en excès.		
Urique.....		Coloration verdâtre.	

1. Due peut-être à des impuretés car elle est toujours faible.

Les sels neutres provenant des acides ci-dessus ne donnent généralement aucune réaction. Les acides libres seuls agissent sur le réactif. On voit qu'il en est, l'acide butyrique notamment, qui réduisent le réactif à froid et à la longue, c'est-à-dire en somme dans les conditions de la fixation des tissus. On ne s'explique d'ailleurs pas bien la diversité de réaction d'acides chimiquement voisins comme l'acide lactique et l'acide butyrique.

L'addition de soude ou de potasse fait foncer la solution. L'ammoniaque et les ammoniaques substituées la décolorent.

J'ai recherché l'action sur le réactif des substances organiques les plus diverses. La plupart sont sans action intéressante. Je signalerai seulement l'action des albuminoïdes.

	A FROID.	A CHAUD.
Caséine	Rien.	»
Ovalbumine	Rien.	Coloration sanguine.
Gélatine	Rien.	Fonce un peu.
Peptone commerciale (albumoses-peptone).	Brunit assez vite, coloration sanguine.	Rouge brun foncé.
Peptone pure (Solution $Am^2 SO^4$)	Brunit vite, et devient brun noir très foncé.	

De l'examen de ces réactions il ne se dégage pas grande indication. On peut déduire de la possibilité de réduction par un certain nombre d'acides, l'acide urique par exemple, que les grains mis en évidence dans le rein sont peut-être des grains d'acide urique[1], que ceux qu'on trouve au pôle biliaire de la cellule hépatique représentent peut-être des acides biliaires. Mais il est difficile d'admettre que tous les grains colorés renferment des acides; lorsqu'on considère des images comme la figure 1, on accepte difficilement qu'il y ait tant d'acides dans le cytoplasme. Je poursuivrai cette étude jusqu'à épuisement des corps qu'on peut rencontrer dans la cellule, mais je dois avouer que c'est sans grand espoir d'aboutir à un résultat très précis.

En effet, on peut tirer aussi quelques indications de la manière

1. Encore cela est très douteux vu que les cristaux d'acide urique se colorent en vert foncé et non en noir intense comme les grains du rein.

dont se produit l'imprégnation : il faut retenir qu'à la surface il n'y a jamais imprégnation à cause de l'acide osmique en excès. Il y a donc peu d'espoir d'identifier *in vitro* les substances qui réduisent le mélange *in vivo*, puisque *in vitro* on opère en présence d'acide osmique libre, conditions dans lesquelles la réduction n'a pas lieu.

Il est tout à fait singulier que la cellule tuée par l'acide osmique ne donne plus la réaction, tandis que la cellule qui reçoit le composé réductible alors qu'elle est encore vivante le réduit ; c'est là une réaction qu'on ne peut jusqu'à présent que qualifier de vitale, comme celle du bleu de métylène à laquelle elle ressemble tant. Cette expression n'est, bien entendu, que provisoire, et il serait des plus intéressant de lui substituer une explication.

Je me suis demandé aussi si la réaction iodo-osmiée ne serait pas due, comme aussi celle du bleu de méthylène, à un début de dégénérescence de la cellule, si elle ne serait pas en somme une réaction cadavérique ; cela eût expliqué qu'elle ne se produit pas à la périphérie des pièces. Cette idée n'est pas acceptable. Si l'on examine une préparation de la périphérie au centre, on constate qu'à partir du moment où les lyosomes sont imprégnés, ils se montrent avec le même aspect. Si l'on avait affaire à une dégénérescence cadavérique, le nombre des produits de dégénérescence devrait croître régulièrement de la périphérie vers le centre. D'autre part, les pièces s'imprègnent aussi bien à une température très basse qu'à la température ordinaire. Enfin le liquide diffuse rapidement, comme il est facile de s'en assurer, plus rapidement que d'autres fixateurs qui, dans les mêmes conditions, montrent des éléments bien conservés.

Je pense donc qu'il faut accepter les lyosomes comme un élément de la structure du protoplasma, cette structure étant envisagée au point de vue dynamique et non pas dans un esprit purement morphologique. Ils témoignent de la transformation incessante de la substance vivante et ce n'est pas leur moindre intérêt que de montrer qu'une telle transformation s'indique dans tous les éléments, même dans ceux où elle n'aboutit pas.

(*Travail du laboratoire d'Histologie de la Faculté de médecine de Paris.*)

Les Appareils ciliés et leurs dérivés[1]

Par A. PRENANT

Professeur à la Faculté de médecine de Paris.

III. — Blépharoplaste.

Le corps avec lequel les fouets contractent les relations les plus habituelles est le blépharoplaste. C'est un organite cellulaire remarquable, caractéristique de l'organisation de beaucoup de Flagellates. Il mérite son nom, non pas seulement parce qu'il est en rapport avec le ou les flagelles, auxquels il sert plus ou moins directement de lieu d'insertion, mais même parce qu'il tient sous sa dépendance la formation de ces flagelles. Le blépharoplaste, que Wasielewsky et Senn, 1900 ont appelé du nom trop peu significatif de *Geisselwurzel*, a été généralement interprété tantôt comme un second noyau, tantôt comme le centrosome du Flagellate; aussi l'a-t-on nommé soit noyau locomoteur ou cinétique, soit centrosome.

Le blépharoplaste, situé souvent à côté du noyau, est d'autres fois placé à une plus ou moins grande distance de lui.

Il est de forme variée, sphérique ou ovoïde (*Trypanosoma*, fig. 7), plus ou moins allongé (*Trypanoplasma*, fig. 8, A; *Herpetomonas*, fig. 29). Léger (1904, 1905) et Friedrich (1909) l'ont trouvé segmenté.

Il est très réfringent, très chromatique, et prend électivement les colorants nucléaires. Sa structure peut être très compliquée et semblable à celle d'un noyau ordinaire. Il contient en effet fréquemment un caryosome ou corps interne (Prowazek, 1905), composé

1. Voir *Journal d'Anatomie*, novembre-décembre 1912 et janvier-février 1913.

de deux grains chez *Hæmoproteus* (Rosenbusch, 1909). C'est ce caryosome qui, d'après cet auteur, correspond seul au blépharoplaste de beaucoup de protistologues, tandis que le plasma clair qui l'entoure a été souvent considéré comme une simple vacuole. Outre le caryosome, le blépharoplaste renferme un réseau chromatique ou des grains chromatiques (fig. 30) ; ce réseau, d'après Keysselitz (1906) et Friedrich (1909), se compose chez *Trypanoplasma* de granules chromatiques reliés par des filaments plastiniens, comme le sont les grains chromatiques du noyau. La chromatine peut se condenser en grains bien limités en nombre défini, comparables à des chromosomes. Schaudinn (1094), a compté huit chromosomes chez divers Trypanosomes (fig. 30 et 34).

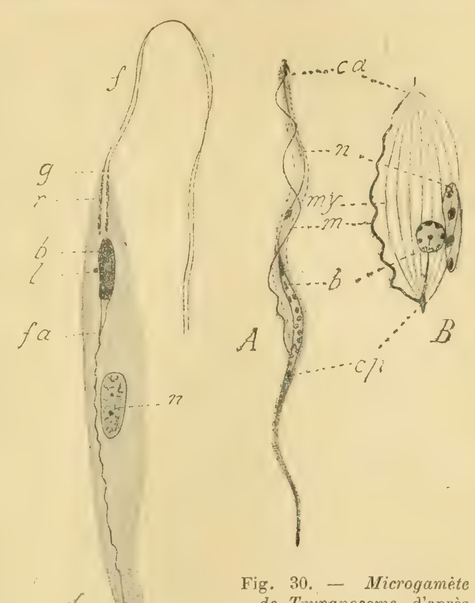


Fig. 29. — *Herpetomonas muscæ domesticæ.* — *f*, fouets ; *g*, grains basaux ; *r*, rhizoplastes ; *b*, blépharoplaste avec granule latéral ; *fa*, filament axial ; *d*, son diplosome terminal ; *n*, noyau nutritif. D'après Prowazek, 1904.

Fig. 30. — *Microgamète de Trypanosome*, d'après Schaudinn (figures schématiques). — A. Schéma de la constitution d'un microgamète définitif ; *n*, noyau ; *bl*, blépharoplaste, structuré ; *m*, bord de la membrane ondulante ; *ca*, *cp*, centrosomes antérieur et postérieur. — B. Schéma de l'appareil nucléaire, mêmes lettres qu'en A ; en plus *my*, myonèmes.

Une membrane nette entoure le blépharoplaste, par exemple chez *Trypanoplasma* (Rosenbusch).

Quant à l'insertion du fouet sur le blépharoplaste, nous connaissons déjà de nombreux cas dans lesquels, la base du fouet étant fixée sur un granule basal, le blépharoplaste n'entre en relation avec le fouet que par l'intermédiaire d'un rhizoplaste s'étendant de ce grain basal à lui. Mais même lorsque le fouet paraît directement fixé sur le blépharoplaste, il n'y a le plus souvent là qu'une apparence. Ainsi, chez *Hæmoproteus*,

le fouet s'attache en réalité à un grain basal appliqué contre la membrane du blépharoplaste, au pôle antérieur de celui-ci, uni d'ailleurs à son caryosome par un filament radiculaire.

Les fouets de *Trypanoplasma helicis* naissent si près du blépharoplaste qu'on peut croire qu'ils s'y insèrent; ils se fixent exactement, comme on le voit dans les stades de multiplication, à de petits renflements qui rappellent les corpuscules basaux des cils et le centrosome des spermatozoïdes (Friedrich, 1909); il en est de même pour les formes crithidiennes (Patton, 1909). D'après Alexeieff (1910), le prétendu blépharoplaste de *Trypanoplasma* et de *Bodo* n'en est pas un; car il n'a ni connexions topographiques ni relations génétiques avec les flagelles. Chez les Trypanosomes, l'extrémité du filament bordant de la membrane ondulante s'arrête à une très courte distance du blépharoplaste et se termine par un petit renflement (Mac Neal, 1904; Novy et Mac Neal, 1905; Bosc, 1905; Prowazek, 1905; Keysselitz, 1907). Les études de Schaudinn, 1904 sur la genèse du blépharoplaste rendent compte, comme on le verra ci-dessous, de l'absence de continuité entre le blépharoplaste et le flagelle. Ainsi, dans la plupart des cas minutieusement étudiés, le fouet ne s'attache pas directement au blépharoplaste. Cependant Yamanoto, 1909, prétend que chez les Trypanosomes le filament marginal de la membrane ondulante naît du centriole même du blépharoplaste.

Bosc, 1905, est arrivé même à cette conclusion, sur les rapports et l'insertion du flagelle, qu'il existe entre lui et le noyau une relation étroite, quoique plus ou moins directe, s'établissant par l'intermédiaire du blépharoplaste, du rhizoplaste et du grain basal du flagelle; par exemple chez *Polytoma uvella* et *Chlamydomonas*, le rhizoplaste et le grain basal représenteraient respectivement les corpuscules centraux proximal et distal. Nous préférerions dire et nous dirons plus loin, que le rhizoplaste est le représentant d'une tige fusoriale centrale, dont le blépharoplaste et le grain basal sont les corpuscules polaires ou centraux.

IV. — SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DU BLÉPHAROPLASTE.

On a donné diverses interprétations de la signification morphologique du blépharoplaste, qui a été tour à tour considéré comme un organe périplastique, comme un centrosome, comme un noyau.

1° Comme le blépharoplaste adhère au périplaste et chez les Trypanosomes en particulier à la membrane ondulante, Wasielewsky et Senn, 1902 l'ont considéré, ainsi que le fouet qui en dépend, comme un organe périplastique; le blépharoplaste se colore en effet, d'après eux, comme le périplaste, c'est-à-dire autrement que le reste du plasma, ce qui ne serait pas le cas si le blépharoplaste était un centrosome. Mais Laveran et Mesnil, 1902, ont nié l'existence du périplaste de Senn en tant que couche distincte, et Schaudinn, 1904, ainsi que Prowazek, 1905, se sont élevés contre l'interprétation de Wasielewsky et Senn.

2° En second lieu, le blépharoplaste des Flagellates a été homologué au centrosome des autres cellules et souvent désigné sous ce nom.

Cette interprétation a été très généralement soutenue par les protistologues, Laveran et Mesnil, Léger, Schaudinn, Hartmann, Prowazek, combattue par quelques-uns, comme Dangeard. Le blépharoplaste des Flagellates est sans doute, d'après Laveran et Mesnil, identique à celui des anthérozoïdes végétaux et des spermatozoïdes animaux. Léger, qui a décrit des blépharoplastes aux microgamètes flagellés de certaines Grégarines (1901) et chez des Flagellates voisins des Trypanosomes (1902), regarde ces blépharoplastes comme des centrosomes. Les blépharoplastes, trouvés par Ishikawa, 1900 dans les bourgeons flagellés des Noctiluques, sont certainement de nature centrosomique. Moore et Breinl, 1907, considèrent le blépharoplaste comme un centrosome extranucléaire, par opposition au caryosome, qui est un centrosome intranucléaire. Le fait le plus probant, en faveur de la nature centrosomique des blépharoplastes, est que chez beaucoup de Flagellates ces corps entrent en rapport comme de vrais centrosomes avec le fuseau nucléaire dont ils occupent les pôles. C'est

ce que Franca et Athias, 1907, et Rosenbusch, 1909, ont constaté chez des Trypanosomes; ils ont ainsi fourni l'argument décisif que réclamaient antérieurement Laveran et Mesnil, 1902. C'est aussi ce que, chez d'autres Flagellés, on peut constater avec la plus grande évidence (fig. 31) et ce qu'ont observé Jahn (1904)

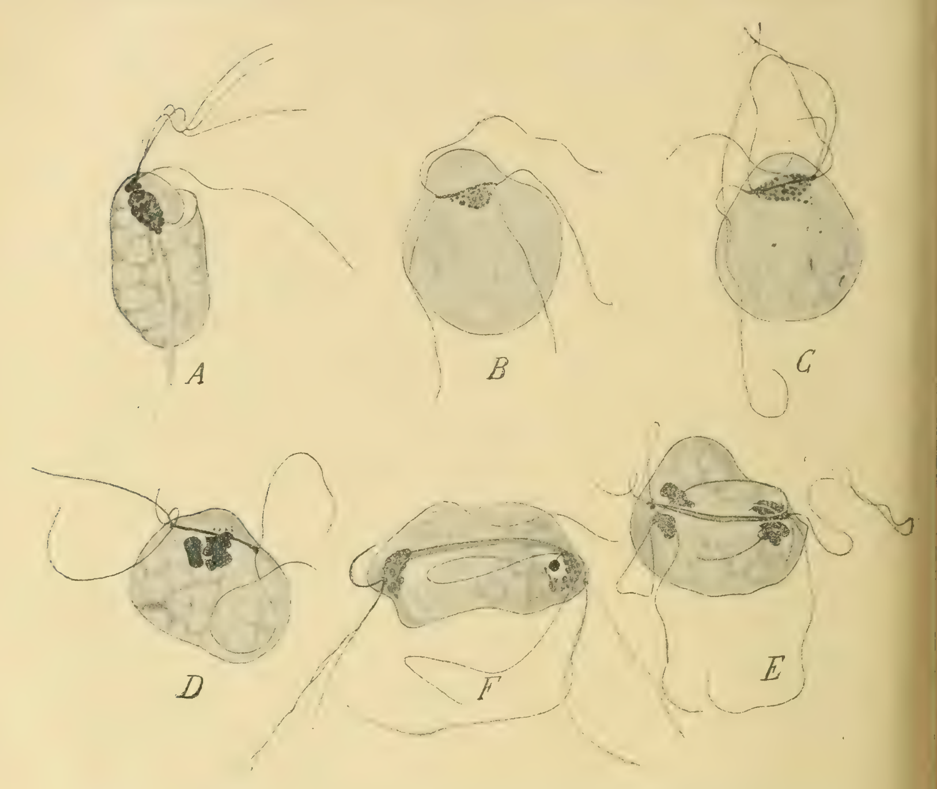


Fig. 31. — *Division de la forme Trichomastix* de *Trichomonas batrachorum* Perty. — A. Individu avant la division, montrant le noyau, la baguette axiale et les quatre fouets libres caractéristiques de la forme *Trichomastix* insérés sur le blépharoplaste. — B. Premier stade; le blépharoplaste allongé en un bâtonnet aux extrémités duquel sont reportés par paires les quatre fouets. — C. Formation du fuseau nucléaire le long du blépharoplaste bacilliforme; naissance de nouveaux fouets aux extrémités du blépharoplaste. — D, E, F. Stades ultérieurs avec fragmentation du noyau, étirement du blépharoplaste en une longue baguette et formation de blépharoplastes nouveaux. D'après Dobell, empruntée à Doflein.

chez *Stemonitis flaccida*, Clara Hamburger (1905) chez *Dunaliella salina*, Dobell (1909) pour *Trichomonas batrachorum* et *Trichomastix batrachorum*, Alexeieff (1911) chez des Monadinés, et d'autres encore. Ces faits montrent que le blépharoplaste se con-

duit en centrosome véritable pendant la division nucléaire. Inversement, le centrosome se comporte comme un blépharoplaste et peut produire, alors qu'il occupe encore le pôle d'un fuseau de division, le nouveau flagelle de la cellule-fille. C'est ce que plusieurs auteurs ont observé, par exemple, Jahn, 1904, chez les Myxomycètes (fig. 32). Ces faits, qui ont ainsi montré l'équivalence du centrosome et du blépharoplaste et même leur identité, ne prouvent pas que le blépharoplaste n'a la signification que d'un centrosome. On verra plus loin comment, d'après les vues de Schaudinn, de Laveran et Mesnil, de Prowazek et Hartmann, on peut concilier avec l'interprétation centrosomique du blépharoplaste sa signification comme second noyau du Flagellate.

L'étude des formes de culture et de celles produites par certaines excitations expérimentales a révélé l'existence de formes ablépharoplastiques qui ont été considérées généralement comme des Flagellés acentrosomiques. Friedrich, 1909 a observé que les *Trypanoplasma* peuvent présenter, à côté des formes à noyau bien développé et à blépharoplaste, des formes aflagellées avec ou sans blépharoplaste. D'autre part, Werbitzki, 1910, en soumettant les animaux trypanosomiés à l'action de divers produits du groupe diphénylamine, en particulier de l'oxazine (chlorure de triaminophénazozonium) a montré qu'on pouvait obtenir la disparition du blépharoplaste, et que l'action de cette substance, répétée sur plusieurs générations successives, rendait héréditaire l'absence des blépharoplastes. Et, cependant, les trypanosomes ainsi modifiés conservent leur mobilité et la faculté de se multiplier. Il en résulte des variétés « acentrosomiques » de Trypanosomes. Kudicke, 1911, qui a observé avec l'akridine des résultats analogues, prétend que cette substance agit en dédoublant le centrosome dont une partie est éliminée ou résorbée. Mais Laveran et Roudsky, 1911, qui ont retrouvé les faits de Werbitzki, ont constaté que les centrosomes, qui ont pour l'oxazine et l'akridine une élection particulière, fixent ces substances qui les détruisent réellement et sur place.

3° La signification morphologique la plus généralement reconnue au blépharoplaste est celle d'un noyau. Depuis Schaudinn, 1896,

et Lauterborn, 1896, qui ont fondé cette notion, elle a été successivement acceptée, soit exclusivement, soit conjointement avec la valeur centrosomique du blépharoplaste, par Laveran et Mesnil, 1902, 1904, Léger, 1904, Plehn, 1904, Prowazek, 1905, Bosc, 1905, Keysselitz, 1906, Hartmann et Prowazek, 1907, Rosenbusch, 1907, Berliner, 1907, Minchin, 1908. Ces auteurs ont considéré le blépharoplaste tout à la fois comme un centrosome et comme un deuxième noyau. D'autres l'ont regardé exclusivement comme de nature nucléaire; Bosc, Minchin, l'ont nommé micronucléus; Rabinowitsch-Kempner, 1899, l'ont appelé nucléole; Bradford et Plimmer, 1899, 1902, Stassano, 1901, l'ont comparé au micronucléus des Ciliés.

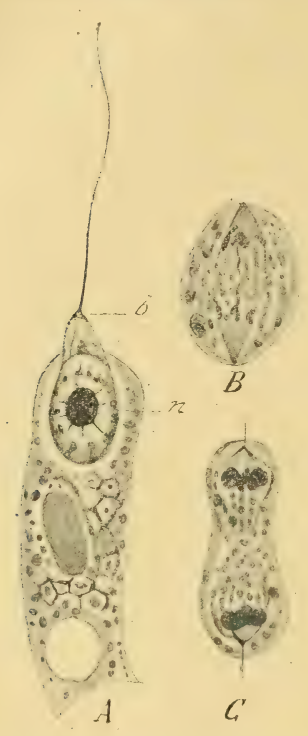


Fig. 32. — *Myxoflagellate de* Stemonitis flaccida, *sa division, genèse du nouveau flagelle aux dépens du centrosome*, d'après Jahn. — A. Myxoflagellate; le flagelle est inséré sur un épaississement basal, *b*, qui se relie au noyau, *n*, par un corps filamenteux. — B. Fuseau de division. — C. Stade de dyaster, formation des flagelles sur les centrosomes.

De nombreuses preuves ont été fournies en faveur du caractère nucléaire du blépharoplaste.

C'est d'abord sa structure, déjà décrite plus haut. Comme le noyau, le blépharoplaste contient un caryosome, un réseau chromatique formé de granules chromatiques unis par une charpente plastinienne, et il peut même s'y différencier des chromosomes en nombre défini (fig. 31 et 34).

En second lieu, Bosc, 1905 (fig. 24 et suiv.), et Rosenbusch, 1909 ont observé la division mitotique du blépharoplaste. Elle s'accomplit chez *Hæmoproteus noctuæ*, étudié par Rosenbusch, comme celle d'un noyau ordinaire (fig. 33), avec la formation d'un fuseau, d'une plaque équatoriale de chromosomes et de plaques-filles. Elle a pour objet, comme la division du noyau pro-

prement dit, le partage égal d'un caryosome. Elle marche d'ailleurs de pair avec la division du noyau ordinaire, qu'elle accompagne ou précède. Aussi est-il tout naturel de trouver que, d'après l'observation de Laveran et Mesnil, le nombre des blépharoplastes formés dans les cellules multinucléaires corresponde à celui des noyaux. La division du blépharoplaste, ou du moins du corps considéré comme tel chez *Trypanoplasma* et *Bodo*, a été observée dans

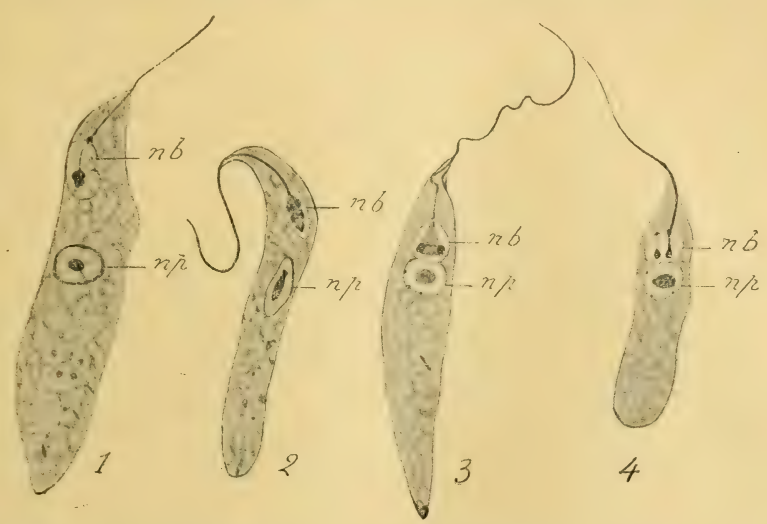


Fig. 33. — *Blépharoplaste et sa division chez* Hæmoproteus noctuæ (*en culture*). — 1. Les deux noyaux, le noyau principal, *np*, et le noyau blépharoplastique *nb*; dans ce dernier le double corps interne; insertion du flagelle sur un grain basal qu'un filament relie au corps interne. — 2. Division mitotique du noyau blépharoplastique, formation d'un petit fuseau à deux centrioles, stade des plaques chromatiques filles. — 3. Fin de la division du noyau blépharoplastique; la figure mitotique a tourné de 90°; chacune des plaques-filles s'est concentrée en un gros grain qui est le corps interne du blépharoplaste de chaque cellule-fille future; la division du noyau principal est inaugurée par celle du centriole qui y est contenu. — 4. Les corps internes des blépharoplastes se sont séparés l'un de l'autre; l'un a conservé ses relations avec l'ancien flagelle, par l'intermédiaire du filament et du grain basal; l'autre a néoformé ce filament et ce grain, pour le second futur flagelle; le noyau principal est dans le même état qu'en *b*. D'après Rosenbusch. × 2 700.

ces genres par Alexeieff (1910, 1911); elle se fait par simple étranglement, ce qui est d'ailleurs pour cet auteur une raison de ne point considérer ce corps comme un véritable noyau.

En troisième lieu, la preuve décisive de la nature nucléaire du blépharoplaste est celle qui a été donnée par Schaudinn, 1904, pour *Hæmoproteus noctuæ*, par Prowazek, 1905, pour *Trypanosoma lewisi* et *brucei*. Ces auteurs ont montré que chez ces espèces

le blépharoplaste provient directement du noyau. Voici la description compliquée que Schaudinn a donnée de l'origine du blépharoplaste aux dépens du noyau (fig. 34).

Si l'on part (1) d'un ookinète se transformant en trypanosome de caractère indifférent, on trouve dans le noyau de celui-ci un caryosome contenant un grain central et huit éléments chromatiques; dans le noyau même se distinguent huit chromosomes



Fig. 34. — *Figures schématiques représentant la transformation d'un ookinète de caractère indifférent en stade de trypanosome, chez Hæmoproteus (Trypanosoma) noctuæ.* — 1. Ookinète avec noyau contenant 8 chromosomes encore reconnaissables, disposés autour du caryosome; celui-ci renferme un grain central et autour de lui 8 éléments chromatiques; à l'extrémité postérieure de l'animal, du pigment et 4 formations nucléaires, restes du processus de réduction. — 2. Le caryosome a perdu son individualité et ses éléments chromatiques se confondent avec les chromosomes du noyau. — 3. Le grain central s'est divisé et a formé dans le noyau un petit fuseau, autour duquel se sont groupés les 8 chromosomes. La figure subit ensuite une division hétéropolaire, et se montre ici au stade de dyaster. — 4. Les deux noyaux résultant de la division hétéropolaire, n^1 et n^2. — 5. Le petit noyau n^2 ou noyau blépharoplastique se divise encore une fois en n^3 et n^3. — 6. L'un des noyaux-fils est encore divisé en noyaux n^4 et n^4, que relie un fuseau central. — 7. Chacun de ces noyaux n^4 et n^4 devient le centrosome d'un fuseau, qui formera le bord épaissi de la membrane ondulante, tandis que les chromosomes fourniront les 8 fibres du manteau ou myonèmes. — 8. Trypanosome définitif : *n*, noyau; *b*, blépharoplaste, l'un des noyaux n^3; *m*, membrane ondulante et *f*, fouet; *my*, myonèmes ou fibres du manteau. D'après Schaudinn.

arrondis. Ensuite (2), les éléments chromatiques du caryosome se confondent avec les chromosomes nucléaires, et le caryosome

cesse d'être distinct. Puis (3) le grain central se divise et forme dans le noyau un petit fuseau sur lequel les huit chromosomes s'orientent en une plaque équatoriale, puis en deux plaques-filles; la division est d'ailleurs hétéropolaire. Ainsi se forment (4) deux noyaux de taille inégale; l'un n^1 est le noyau définitif. L'autre noyau n^2 se divise (5) en deux noyaux-fils n^3 et n^3; l'un sera le blépharoplaste définitif. L'autre noyau (6) se divise encore en deux noyaux petits-fils n^4, n^4, que relie un délicat fuseau central. Chacun de ces deux noyaux petits-fils occupe le pôle du fuseau (7) et y figure comme centrosome; quant au fuseau, il deviendra, d'après Schaudinn, le filament marginal de la membrane ondulante, et les huit chromosomes seront les fibres du manteau ou myonèmes. Dans le Trypanosome définitif, il y aura donc deux noyaux; l'un, le noyau ordinaire ou principal, l'autre, le noyau blépharoplastique; les noyaux petits-fils, centrosomes transitoires du fuseau de division, auront disparu ou formeront les granules qui peuvent se trouver éventuellement aux extrémités du filament marginal de la membrane ondulante. On comprend, par cette genèse, que le filament flagellaire ne puisse s'insérer directement sur le blépharoplaste, puisque ses extrémités proximale et distale correspondent aux petits noyaux issus de la division du noyau frère du blépharoplaste (voir p. 346). On comprend aussi qu'il puisse exister (voir p. 346) à l'extrémité du flagelle un granule représentant tout à la fois un centrosome et un noyau. Les faits exposés par Schaudinn ont été essentiellement confirmés par Robertson, 1907, qui admet aussi la formation du flagelle des Trypanosomes par une sorte de fuseau central.

La description de Prowazek paraît analogue à celle de Schaudinn, autant que la confusion de cette description permet d'en juger. Le noyau, dit-il, se divise en donnant naissance à un noyau blépharoplastique, auquel il est relié par un filament équivalent d'un fuseau central. Par une deuxième division hétéropolaire de ce blépharoplaste prend naissance un deuxième corps nucléaire, qui sert de point de départ à l'appareil locomoteur. Ce corps nucléaire se divise encore; de l'un des grains qui résultent de la division, comparable au corpuscule basal des spermatozoïdes, des

zoospores, des Mycétozoaires et des cellules ciliées, part une sorte de fouet central, pendant qu'entre ce grain basal et son congénère s'étend une tige centrale qui formera le filament marginal de la membrane ondulante (fig. 42, 43, 45 de l'auteur). Il se détache encore du blépharoplaste un grain qui va se fixer à l'extrémité antérieure du corps cellulaire, traînant après lui le blépharoplaste qui lui est rattaché par une fibrille contournée, assimilable à une fibrille de fuseau central.

Bosc, 1905, a observé des faits qui tendent aussi à montrer que le blépharoplaste a la valeur d'un noyau (qu'il appelle micronucléus). Ce blépharoplaste, en se divisant, se fragmente en un certain nombre de grains chromatiques analogues à des chromosomes dont l'ensemble représente un noyau, et il fournit en outre deux grains ou un seul grain qui joueront dans la division le rôle de centrosomes et dont l'un demeurera le blépharoplaste auquel le flagelle s'insère. L'ensemble du blépharoplaste a donc à la fois la valeur d'un micronucléus et d'un centrosome. Cette description de Bosc est peut-être plus conforme à la réalité que celle de Schaudinn, qui paraît vraiment un peu schématique. Bosc rappelle que Léger a observé chez *Herpetomonas*, au-dessus du corps basilaire ou blépharoplaste, un petit grain auquel le fouet s'arrête et que Léger a considéré plutôt que le blépharoplaste lui-même comme le centrosome.

Keysselitz, 1908, a insisté aussi sur la provenance nucléaire du blépharoplaste ou même des simples grains basaux des flagelles. Ces organites sont issus du caryosome; ils sont capables de se diviser, mais sont caducs et peuvent être alors régénérés par le noyau principal. Chez les Haltéridies et les Trypanosomes, les filaments d'union qui les rattachent au noyau sont des preuves indubitables de leur origine nucléaire; ils représentent des restes fusoriaux. Dans un grand nombre d'autres genres, les baguettes qui relient le noyau et plus particulièrement le caryosome au grain basal du fouet ou au blépharoplaste ont la même signification morphologique et témoignent aussi de la nature nucléaire de l'organe blépharoplastique : par exemple chez *Chilomonas paramoecium*, *Trichomonas lacertæ* (Awerinzew), *Herpetomonas*, *Trypanoplasma*,

Calonympha (Prowazek, Keysselitz, Foà, 1904), *Polytoma uvella* (Dangeard), *Entosiphon sulcatum*, *Monas*, *Bicosoeca* (Prowazek), *Chlamydomonas pulvisculus* (Maier, 1903), *Trachelomonas ovum* (Plenge), *Joenia annectens* (Foà), etc.

D'après Alexeieff, 1912, le blépharoplaste ou grain dorsal des zoospores des Amœbiens est dû à un bourgeonnement du noyau, qui doit être considéré comme une division hétéropolaire (inégale); le rhizoplaste, qui parfois relie le noyau au grain basal, est le reste d'un tractus, qui s'était formé entre le bourgeon et le corps nucléaire principal.

Un dernier argument en faveur de la nature nucléaire du blépharoplaste peut être donné. C'est l'équivalence du noyau et du blépharoplaste comme organe d'insertion de l'organelle locomotrice, fouet ou autre, et le remplacement possible de l'un par l'autre. Chez les Héliozoaires (*Actinophrys sol*), les *Achsenfäden* des pseudopodes se terminent au noyau; chez d'autres, ils aboutissent au *Centralkorn* de ce noyau, qu'on doit considérer comme un centrosome et comme le représentant du blépharoplaste. Les fouets des Flagellates s'unissent tantôt au noyau (Mastigamœbiens, zoospores des Mycétozoaires), tantôt à un blépharoplaste; la première disposition doit être considérée comme primitive. Les différences s'expliquent en admettant que le centrosome ou blépharoplaste est un second noyau, et qu'ainsi le noyau principal et le centrosome blépharoplastique peuvent se remplacer dans les fonctions locomotrices.

V. — Théorie du dualisme nucléaire chez les protistes [1].

1° *Les faits de dualisme nucléaire chez les Protistes. Binucleata, Mononucleata, Ambonucleata.*

D'après les faits énumérés précédemment, le blépharoplaste des Flagellates a pu être considéré comme un second noyau, et le Flagellate

1. La signification nucléaire du blépharoplaste n'est qu'un cas particulier de cette grande question du dualisme nucléaire chez les Protistes. J'ai tenu à donner de cette question un exposé abrégé, non seulement parce qu'elle comprend celle du noyau

comme un organisme binucléé. Cette interprétation se rattache à la grande conception de la dualité nucléaire dans la cellule des Protistes, conception dont il ne nous paraît pas oiseux de retracer ici les grandes lignes.

Émise d'abord par Bütschli, 1891, R. Hertwig, 1891, Lauterborn, 1896, et Schaudinn, 1896, elle a été reproduite par Sand, 1899, et défendue depuis par la plupart des Protistologues, Laveran et Mesnil, 1900, 1901, 1902, Schaudinn, 1905, Hartmann et Prowazek, 1907, Keysselitz, 1907, Berliner, 1909, Rosenbusch, 1909, admise avec des réserves par Doflein, 1909, 1911, dans son grand Traité.

Cette théorie, vue dans toute son ampleur, comprend trois parties.

Une première partie, celle où elle est le plus objectivée par les faits d'observation, fait état de la coexistence fréquente chez les Protistes de deux corps nucléaires ou au moins nucléiformes dans le corps d'une même cellule. Tantôt ces deux corps sont l'un et l'autre de vrais noyaux, et la cellule est réellement binucléée. Tantôt et beaucoup plus souvent, l'un des deux seul représente le véritable noyau des autres cellules; l'autre est un corps nucléiforme, auquel de nombreuses raisons autorisent à attribuer, hypothétiquement toutefois, la valeur morphologique d'un second organe cellulaire. Ainsi que le remarquent d'ailleurs Hartmann et Prowazek dans leur important mémoire théorique intitulé « Blépharoplaste, caryosome et centrosome. Contribution à la théorie de la dualité nucléaire de la cellule », il y a deux façons de comprendre la dualité nucléaire des Protistes. D'une part, en effet, la théorie des chromidies de R. Hertwig exprime que chez bon nombre de Protistes il existe à côté du noyau une masse chromatique, le noyau chromidial, formée par des particules issues du noyau ou chromidies. D'autre part, un grand nombre de Protistes présentent, à côté du noyau, un corps nucléiforme, d'aspect variable, et différemment nommé suivant les cas, dont le type est le blépharoplaste des Flagellates, et dont Schaudinn, Hartmann et Prowazek et d'autres auteurs ont fait un second noyau du Protozoaire. La première exprime un dualisme substantiel plutôt que formel; c'est la doctrine du dualisme chromatique (*dicromatocy* de Dobell, 1909). La seconde théorie est celle du dualisme formel; elle distingue deux corps nucléaires.

La théorie du dualisme nucléaire a prétendu en second lieu s'étendre au delà des cas de deux noyaux distincts juxtaposés dans la cellule. Elle veut s'appliquer aussi à ceux dans lesquels la cellule-Protiste ne

blépharoplastique, mais encore en raison de l'intérêt général qu'elle présente. Mais, comme la théorie du dualisme nucléaire déborde un peu en dehors du cadre de cette étude, je n'en ai pas développé l'exposition autant que si ce sujet avait été traité pour lui-même, et me suis limité dans l'énorme bibliographie qu'il comporte.

contient qu'un seul noyau. C'est qu'alors elle interprète comme second noyau le corps interne, dit par exemple caryosome, que contient le noyau proprement dit.

Enfin, en troisième lieu, la théorie du dualisme nucléaire débordant en dehors de la Protistologie, et comparant à la cellule du Protozoaire la cellule du Métazoaire, veut retrouver dans cette dernière l'équivalent du deuxième noyau des Protistes et homologue à ce deuxième noyau le centrosome des Métazoaires.

La théorie du dualisme nucléaire est, chez les Protistes, en présence de trois cas différents :

C'est d'abord celui des *Binucleata*, où il existe deux noyaux semblables, et qui est représenté par *Amœba binucleata*. Il y a là deux vrais noyaux; mais ce cas n'est, pour cette raison même, qu'un faux dualisme nucléaire; c'est en réalité d'un doublement nucléaire qu'il s'agit, d'un état réellement binucléé.

Dans le cas des *Mononucleata* il n'y a qu'un seul noyau. Mais la théorie du dualisme nucléaire interprète comme second élément nucléaire le caryosome contenu à l'intérieur du noyau, parce qu'elle admet que ce deuxième noyau caryosomique peut se rendre indépendant en émigrant dans le cytoplasme.

Le troisième cas est celui que je distinguerai sous le nom d'*Ambonucleata*, dans lequel il y a deux noyaux, comme chez les *Binucleata*, mais deux noyaux différents l'un de l'autre; c'est un dualisme nucléaire vrai. On peut le faire dériver soit du type des *Mononucleata*, soit de l'un des deux noyaux des *Binucleata*. On est conduit, de l'un ou de l'autre de ces points de départ, de deux façons différentes au cas des *Ambonucleata* : ou bien par la théorie du noyau chromidial de R. Hertwig et de ses élèves, ou bien par celle du noyau centrosomo-blépharoplastique de Schaudinn, Hartmann et Prowazek et des autres.

La filiation possible de ces divers cas est représentée dans le tableau évolutif ci-contre (fig. 35), auquel on voudra bien se reporter pour les détails qui suivront.

Il n'y a rien à dire de particulier du type des *Binucleata*, à deux noyaux identiques, que représente seule l'*Amœba binucleata*.

Le type des *Mononucleata* est celui de nombreux Protistes. Le noyau de ces *Mononucleata* peut être considéré comme contenant primitivement mélangées et indistinctes une partie ou substance trophique et une partie ou substance locomotrice; la division du noyau revêt alors aussi un caractère primitif; le fouet du noyau naît directement du noyau. A un état phylogénétique plus élevé, les deux parties du noyau se séparent; un caryosome prend la fonction locomotrice, tandis que la chromatine comprise dans le champ nucléaire garde une fonction tro-

phique; le fouet paraît souvent encore naître du noyau et émane plus

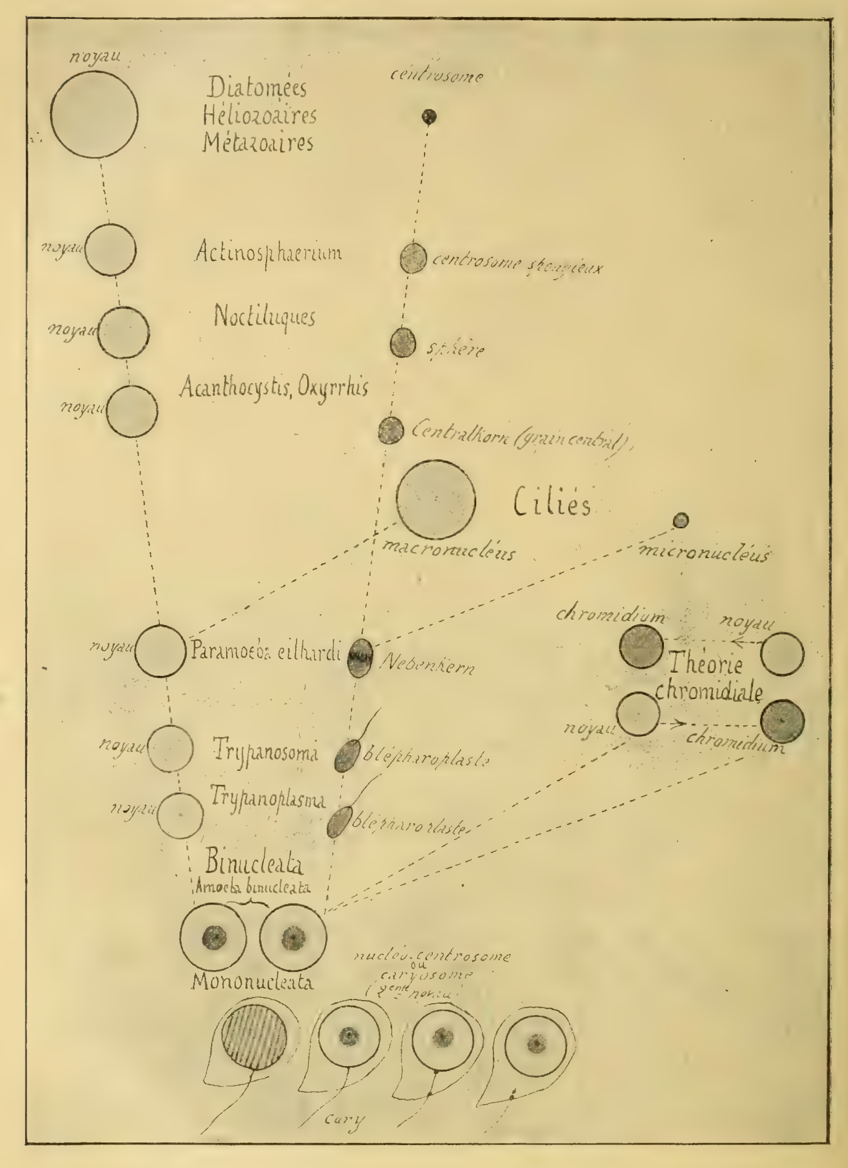


Fig. 35. — *Schéma de l'évolution nucléaire et du dualisme nucléaire chez les Protistes.*

exactement du caryosome. Si l'appareil flagellaire devient plus compliqué, il apparaît d'abord un grain basal, qui tire vraisemblablement

son origine du caryosome ou plus précisément du centriole contenu dans ce dernier, auquel il reste uni par un filament, le rhizoplaste. Puis le grain basal devient indépendant du noyau principal et la liaison des deux organes nucléaire et flagellaire disparaît. Chez les *Mononucleata* donc, le caryosome, par ses relations directes ou génétiques avec le flagelle, représente le second noyau ou noyau locomoteur.

2° *Théorie du noyau chromidial.*

Dans le cas des *Ambonucleata*, voici d'abord l'exposé de la théorie du noyau chromidial. La théorie des chromidies de R. Hertwig exprime que, chez nombre de Protistes et surtout chez les Héliozoaires et les Rhizopodes, il existe, à côté des parties essentielles de la cellule, noyau et cytoplasma, une masse chromatique appartenant aussi à l'organisation fondamentale de la cellule. Ce troisième élément structural, formé de chromidies issues génétiquement du noyau et de la chromatine nucléaire particulièrement, est le « chromidium » de R. Hertwig. L'existence de ce chromidium a été découverte par R. Hertwig (1898, 1899 *a*, 1902, 1904) chez *Actinosphærium*, et constatée aussi par le même auteur (1899 *b*) chez un grand nombre de Thalamophores, *Arcella* et autres. Verworn, 1900, et Rhumbler, 1895, 1898, sans nommer la substance chromidiale, en ont reconnu cependant tous les caractères morphologiques et chimiques. Un chromidium a aussi été retrouvé et décrit par Prowazek, 1903, 1904 *b*, chez certains Flagellés, par Bosc, 1905, chez les Trypanosomes, par Goldschmidt, 1904, 1907, chez *Pelomyxa* et *Mastigella*, par Prowazek 1904 *c*, chez *Entamœba*, par Calkins, 1905, chez *Amœba proteus*, par Schaudinn, 1903 chez les Foraminifères, par Zülzer, 1904, chez *Difflugia*, par Léger, 1904 *d*, chez les Grégarines, par Siedlecki, 1905, 1907, chez les Coccidies, et par d'autres. Ce chromidium Hertwig l'a vu apparaître chez des individus d'*Actinosphærium* affamés ou bien suralimentés, à la suite de l'issue de particules chromatiques ou chromidies hors des noyaux, ou bien de la disparition totale de ces noyaux. Il se présente d'ordinaire sous la forme d'un réseau de cordons chromatiques, le réseau chromidial. A ses dépens peuvent se former de nouveaux noyaux, les noyaux secondaires, ainsi que l'ont constaté Schaudinn, 1903, Goldschmidt, 1904, 1907, Calkins, 1905, Bott, 1907. Deux cas différents peuvent se présenter, quant à la nature et à la signification physiologique du chromidium (Goldschmidt).

D'une part, chez *Actinosphærium*, d'après R. Hertwig, et aussi chez *Plasmodiophora* d'après Prowazek, 1905, les chromidies sont de nature végétative et participent à l'échange de substances; ce sont des *trophochromidies* (trophochromidium de Mesnil, 1905). Elles sont incapables de

régénérer des noyaux aptes à la reproduction, et les individus totalement chromidiaux, c'est-à-dire ceux qui ne renferment plus que des noyaux secondaires chromidiaux et dont les noyaux ordinaires ou primaires ont disparu, ne peuvent plus se reproduire (R. Hertwig, 1904).

D'autre part, dans le second cas, réalisé chez nombre de Protozoaires et notamment chez les Thalamophores et les Mastigamœbiens, c'est aux dépens de ce chromidium que se constituent par formation libre les noyaux sexuels ou gamètes (R. Hertwig, 1899 *b*, Schaudinn, 1903,

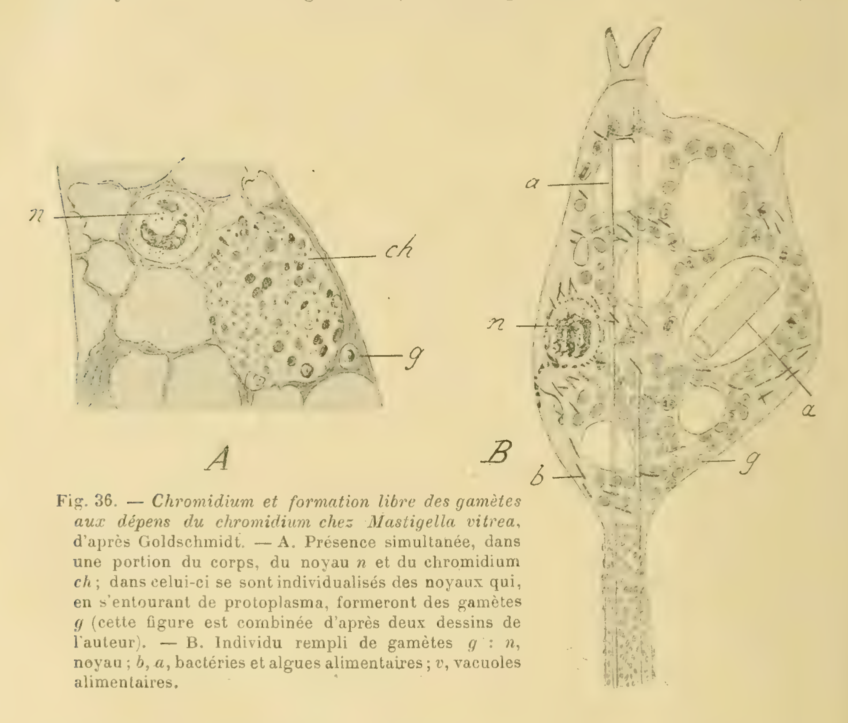


Fig. 36. — *Chromidium et formation libre des gamètes aux dépens du chromidium chez Mastigella vitrea*, d'après Goldschmidt. — A. Présence simultanée, dans une portion du corps, du noyau *n* et du chromidium *ch*; dans celui-ci se sont individualisés des noyaux qui, en s'entourant de protoplasma, formeront des gamètes *g* (cette figure est combinée d'après deux dessins de l'auteur). — B. Individu rempli de gamètes *g* : *n*, noyau ; *b*, *a*, bactéries et algues alimentaires ; *v*, vacuoles alimentaires.

Goldschmidt, 1904, 1907, etc.) (fig. 36). Le chromidium renferme donc, séparées du noyau végétatif, les chromidies génératives de Schaudinn, 1905, d'Hartmann et de Winter, 1907, sporéties de Goldschmidt). Générale chez les Thalamophores et les Rhizopodes, la différenciation d'un chromidium sexuel a été constatée particulièrement dans les groupes de Protistes suivants, d'après diverses observations : les Flagellates (*Trypanosoma*, Schaudinn, 1904, Bosc, 1905) et même (Schaudinn) les Spirochètes (*Herpetomonas*, *Bodo*, Prowazek, 1904 *a* et *b*); les Grégarines (Cuénot, 1901, Prowazek, 1902, Berndt, 1902, Léger, 1904); un Champignon, le *Basiobolus* (Lœwenthal, 1903); les Amœbiens (*Amœba*, Calkins, 1905; *Entamœba*, Prowazek, 1904 *c*); les Foraminifères (Schau-

dinn, 1903); les Monothalames (*Arcella*, R. Hertwig, 1899 *b*; *Difflugia*, Zuelzer, 1904) et aussi les Radiolaires (*Thalassicola*). D'après Schnitzler, 1905, le chromidium d'une Grégarine, le *Clepsidrina ovata*, serait végétatif et non sexuel. Selon Bott, 1907, celui de *Pelomyxa* aurait un caractère à la fois végétatif et sexuel, serait somato-génératif; il serait expulsé du noyau comme l'est le chromidium végétatif d'autres formes, mais serait capable ensuite de former de nouveaux noyaux, comme un chromidium sexuel typique.

Quant aux Infusoires Ciliés, Cohn, 1904, et Löwenthal, 1904, ont vu que chez les Opalines et certains Infusoires parasites l'idiochromatine peut se séparer du noyau et former un micronucléus. Ces faits disposent à voir dans le macronucléus des Ciliés un noyau végétatif et dans le micronucléus le représentant du chromidium sexuel ou sporétium (Goldschmidt).

En somme, pour R. Hertwig, Goldschmidt et d'autres auteurs, il y a chez les Protozoaires dualisme nucléaire, parce qu'il existe dans le noyau deux sortes de substances, capables de coexister dans la cellule sous forme de corps nucléaires distincts. Selon Goldschmidt, chacune des deux sortes de substances nucléaires peut se manifester et apparaître dans le cytoplasme sous la forme de chromidies et même d'un corps ou noyau chromidial plus ou moins compact (chromidium). Si c'est la partie végétative du noyau ou tout au moins des portions de celle-ci qui passent au dehors, on aura affaire à de vraies chromidies (*Actinosphærium*). Si c'est la partie sexuelle du noyau qui émigre dans le cytoplasme, les chromidies seront des chromidies sexuelles ou sporéties (Thalamophores, Mastigamœbiens, etc.). Le chromidium, qui est au point de vue morphologique une formation univoque, est physiologiquement différent et double, tantôt végétatif, tantôt sexuel. On pourrait donc l'homologuer tantôt au macronucléus, tantôt au micronucléus des Infusoires. Goldschmidt, 1904, 1907, Goldschmidt et Popoff, 1907, ont voulu étendre encore la notion du chromidium, l'appliquer chez les Protozoaires au cas particulier des Flagellates, l'instituer pour la cellule des Métazoaires. Pour eux le blépharoplaste des Flagellés est un deuxième noyau, parce qu'il est une formation chromidiale du noyau principal, non pas de nature sexuelle bien entendu, mais de nature végétative ou somatique. Pour Goldschmidt aussi des faits nombreux établissent, pour la cellule des Métazoaires, l'existence d'un chromidium végétatif issu du noyau.

Doflein, 1907-1909, et d'autres auteurs ont fait toutes réserves sur la légitimité de la théorie chromidiale du dualisme nucléaire, qui est plutôt un schéma morphologique que l'expression et l'explication des faits eux-mêmes. Doflein lui objecte que chez les Thalamophores les chromi-

dies varient beaucoup suivant les animaux, que pendant la division le chromidium n'existe pas ou est distribué irrégulièrement aux cellules-filles, qu'il n'a pu observer la formation des gamètes aux dépens des chromidies. Aussi n'admet-il pas le dualisme nucléaire et reconnaît-il tout au plus la coexistence de deux sortes de chromatine, la chromatine spécifique ou idiochromatine et la chromatine somatique ou trophochromatine. Encore faut-il avouer que cette distinction est tout hypothétique et qu'en réalité on a toujours affaire à un mélange des deux substances chromatiques, mélange actif dans les fonctions individuelles et dans l'hérédité spécifique à la fois. Comme R. Hertwig même l'a déjà exprimé, la somato-chromatine est de l'idiochromatine activée; l'idiochromatine est de la somato-chromatine temporairement inhibée. Les deux sortes de noyaux, les noyaux définis et les chromidiums diffus, peuvent participer à la fois aux processus végétatifs et génératifs. Même dans le cas extrême des Ciliés, le micronucléus peut produire le macronucléus et réciproquement. Ce sont des critiques plus sévères encore que Chatton, 1910, adresse à la théorie du dualisme chromatique ou du noyau chromidial. Elle ne repose, selon lui, ni sur des bases chimiques ni sur des bases morphologiques. Aucune réaction microchimique ne permet de distinguer l'idiochromatine de la trophochromatine. D'autre part, rien ne permet de les séparer morphologiquement, en dehors des cas où ces substances sont localisées soit dans deux noyaux différents (macronucléus et micronucléus des Ciliés), soit sur des parties différentes du même noyau (*Aggregata*, d'après Léger et Duboscq), et en dehors des cas où l'une ou l'autre diffuse dans le cytoplasma (idiochromidies et trophochromidies des Rhizopodes). « Aussi, lorsque partant de ces exemples qui sont loin de réaliser une condition primitive, on veut non seulement considérer ces deux chromatines comme des substances différentes, mais encore les localiser topographiquement dans chaque cellule en deux noyaux distincts, somatique et germinatif, on s'éloigne complètement des données de l'observation. »

3° *Théorie du second noyau.*

A. *Le deuxième noyau chez les Ambonucleata.* — La seconde conception du dualisme nucléaire chez les Binucléés et plus exactement les *Ambonucleata*, conception qu'ils ne faut pas confondre avec la précédente et où les chromidies n'interviennent pas, a été développée surtout par Schaudinn (1904) et par Hartmann et Prowazek (1907).

Schaudinn a établi l'état binucléé de la cellule du Trypanosome. Le blépharoplaste en effet a la structure nucléaire, et a le même nombre de chromosomes que le noyau principal. Il se comporte comme un noyau

et, depuis Schaudinn, on l'a vu se diviser à l'instar d'un noyau. L'un et l'autre noyaux sont sujets à la réduction chromatique. Il y a une double fécondation, de laquelle résultent d'abord deux syncarions, qui se confondent ensuite en un amphicaryon, c'est-à-dire en un double noyau. L'amphicaryon est totipotent; car après la perte du blépharoplaste il peut reformer un blépharoplaste nouveau. Les deux noyaux prennent donc part à la fécondation. Ils fonctionnent aussi tous deux comme noyaux végétatifs. Le blépharoplaste non seulement est en effet un noyau locomoteur qui agit dans les phénomènes de mouvement, mais encore il intervient dans le processus de l'agglomération des Flagellés, qu'on voit toujours se rapprocher par leurs extrémités blépharoplastiques. Le blépharoplaste est le siège de phénomènes osmotiques, d'échanges de substances, qui se traduisent souvent par la production d'une vacuole à son côté; quand le Flagellate est en état de dépression, le blépharoplaste élimine des parties de sa substance. Il n'est donc pas exact de dire, avec Goldschmidt, 1904, que le noyau principal est seul sexuel, que le blépharoplaste est purement végétatif et correspond au macronucléus des Ciliés. En réalité, chez les Trypanosomes et autres Flagellés, la cellule a deux noyaux, qui l'un comme l'autre contiennent de la chromatine sexuelle et de la chromatine végétative, qui expulsent tous deux de la chromatine végétative sous forme de chromidies, qui prennent tous deux part à la fécondation et qui dérivent l'un et l'autre d'un amphicaryon.

Tous les Protozoaires possèdent-ils deux noyaux aussi distincts que ceux des Trypanosomes? Il en est ainsi, d'après la théorie du dualisme nucléaire telle que l'exposent Hartmann et Prowazek, chez *Paramœba Eilhardi*, *Acanthocystis*, *Raphidiophrys* et *Oxyrrhis*, *Actinosphærium*, *Noctiluca*, chez les Trypanosomes et même chez des Hématozoaires (*Halteridium*, *Hæmoproteus*, *Piroplasma*, *Proteosoma*, *Plasmodium*). L'étude du cycle évolutif de *Paramœba Eilhardi* (fig. 37) a montré à Schaudinn, 1896, 1897, que l'individu adulte possède à côté du noyau principal un noyau accessoire ou Nebenkern, qu'après enkystement des corps bigéminés se forment, composés chacun d'un fragment des deux sortes de noyau, que chaque Flagellate nouveau découpé dans la masse syncytiale du kyste reçoit un de ces corps et par conséquent les deux sortes de noyaux, et que plus tard enfin, quand il se divise, on voit le noyau principal fournir les chromosomes de la plaque équatoriale, tandis que les deux moitiés du Nebenkern se portent aux pôles du fuseau et fonctionnent comme centrosomes. Le *Centralkorn* d'*Acanthocystis*, d'*Oxyrrhis*, de *Gymnosphæra* se comporte de façon analogue; quoique né dans le noyau, d'où il émigre ensuite, il est structuré comme un noyau, et d'ailleurs, d'après Schaudinn, se comporte comme le centrosome des

Métazoaires. La « sphère » de *Noctiluca*, décrite par Ishikawa en 1894, est, de même que le « centrosome spongieux » d'*Actinosphærium* (R. Hertwig), un noyau chromatique contenant des centrioles, que Ishikawa, 1894, et Calkins, 1899, ont nommés centrosomes. D'après Lauterborn, 1896, le *Centralkorn* de *Surirella* et de *Nitzschia* laisse autour du fuseau central de la division un anneau chromatique, témoignant de sa structure nucléaire complète. Enfin et surtout on ne doit pas oublier de faire figurer au premier rang, dans la liste des corps représentant le

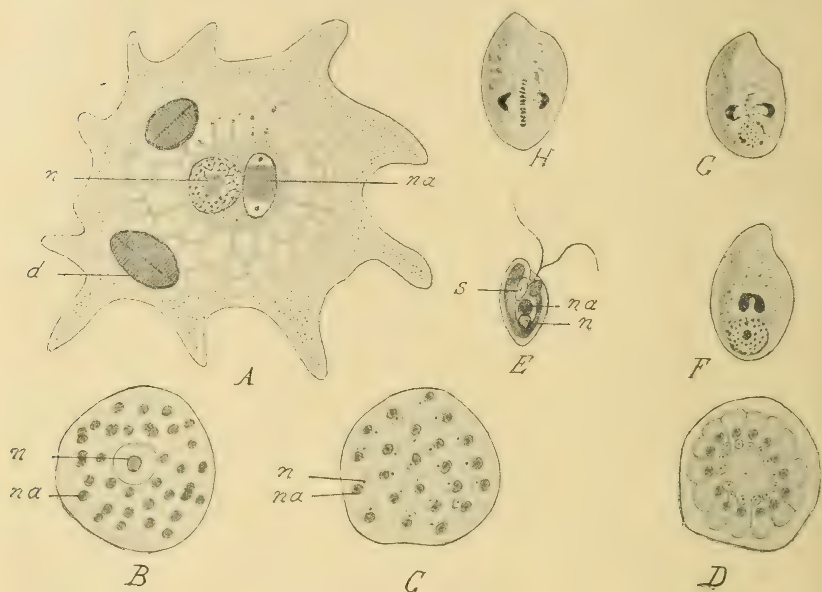


Fig. 37. — Paramœba Eilhardi, *production des individus flagellates et division des flagellates*, d'après Schaudinn. — A. Individu adulte; *n*, noyau; *na*, noyau accessoire (Nebenkern) ou centrosome; *d*, diatomées englobées. — B. C. D. Kyste, avec formation des cellules flagellates par multiplication libre : B, *n*, noyau; *na*, fragments du noyau accessoire. — C. Formation de corps bigéminés, contenant chacun un fragment du noyau accessoire *na*, et un fragment du noyau proprement dit *n*. — D. Partage du cytoplasme par des cloisons qui isolent autant de cellules qu'il y avait de corps bigéminés. — E. Un individu flagellate isolé, formé suivant le mode précédent; *n*, noyau; *na*, noyau accessoire; *s*, stigma. — F. G. H. Stades de la division d'un flagellate. — F. Division en haltère du noyau accessoire. — G. Séparation des deux parties du noyau accessoire, dislocation du noyau principal. — H. Stade de plaque équatoriale; les deux segments du noyau accessoire figurent comme centrosomes aux pôles du fuseau; le noyau principal a fourni les chromosomes de la plaque équatoriale.

second noyau, le blépharoplaste des Trypanosomes avec sa structure nucléaire parfaite.

B. *Le deuxième noyau chez les Mononucleata.* — Tels sont les cas de dualisme nucléaire réels, les plus certains et les plus connus. Hartmann et Prowazek en citent pêle-mêle beaucoup d'autres, dans leur mémoire d'ailleurs aussi confus que documenté. La constitution de ces cas réels

n'est que la première partie, et la partie positive, de la théorie du dualisme nucléaire de la cellule-Protozoaire. La seconde partie de la théorie est à peu près entièrement hypothétique. Elle consiste à admettre que, même chez les Protistes pourvus d'un seul noyau, chez les *Mononucleata*, le dualisme nucléaire existe, quoique habituellement latent, et que ce noyau unique contient les deux parties qui sont séparées ailleurs. Toutes les cellules de Protozoaires seraient donc potentiellement binucléées. Le noyau en apparence unique de la cellule serait un amphicaryon, comprenant inclus l'un dans l'autre un noyau somatique ou trophique et un noyau sexuel ou génératif. Ces deux noyaux, séparés dans les cas de dualisme nucléaire réel, sont réunis en un même individu nucléaire et ne se séparent, comme chez les Foraminifères, qu'au moment de la reproduction. L'un, sortant de l'autre, peut alors constituer le deuxième noyau, effectivement présent et indépendant dans le cytoplasme.

Dans la plupart des Protistes on doit admettre en effet l'existence d'un amphicaryon, dans lequel le caryosome ou corps interne est comparable au blépharoplaste des Trypanosomes, au Nebenkern des *Paramœba*, au *Centralkorn* des *Acanthocystis* et des *Gymnosphæra*, etc.

C'est de ce caryosome que provient particulièrement le second noyau dans le cas de dualisme nucléaire effectif. Le blépharoplaste des Trypanosomes dérive, d'après Schaudinn, 1901, de l'amphinucléus et plus particulièrement de son caryosome. Le même auteur, dans des recherches dont les résultats ont du reste été mis en doute, a suivi chez *Hæmoproteus* l'évolution des ookinètes et a prétendu que la destinée des parties constituantes du noyau était différente dans le cas mâle et dans le cas femelle. Ce noyau comprend une sphère creuse, formée de substance achromatique et de chromatine, et un corps interne ou caryosome. Dans le cas d'un ookinète mâle, le noyau et particulièrement le corps interne forme par division 8 noyaux, lesquels en se divisant chacun hétéropolairement constituent 8 noyaux doubles; dans chaque partie, l'un des noyaux deviendra le blépharoplaste; puis le noyau, représenté par la sphère creuse primitive, disparaît. Dans l'ookinète femelle, inversement, les 8 doubles noyaux disparaîtraient, et il ne resterait que le noyau central représenté surtout par sa sphère creuse. Il y aurait donc, dans les noyaux de ces ookinètes, différenciation de deux substances, l'une achromatique et chromatique formant la sphère creuse, l'autre chromatique seulement, constituant le caryosome ou corps interne.

De même, d'après Schaudinn, 1896 *b*, le caryosome d'*Oxyrrhis* peut, dans certaines conditions, sortir du noyau, et constituer à côté de celui-ci un deuxième corps nucléaire ou *Centralkorn*, puis se diviser de façon indépendante. Il en est de même chez *Acanthocystis*, dont le *Centralkorn*, né dans le noyau aux dépens du caryosome, en sort ensuite. Le centro-

some spongieux d'*Actinosphærium* a pris naissance, d'après R. Hertwig, dans le noyau, où il n'était autre qu'un centrosome intranucléaire ou corps interne, etc. Il y a cependant des observations contradictoires : d'après Doflein, 1900, la sphère et le centrosome des Noctiluques se différencient dans le cytoplasme même.

Défenseurs outranciers du dualisme nucléaire, Hartmann et Prowazek ajoutent à cette preuve, tirée de la destinée du caryosome, des faits établissant que ce caryosome possède la structure d'un noyau complet. Dans ses études sur *Actinosphærium*, R. Hertwig, 1898, 1902, a montré que le prétendu nucléole, c'est-à-dire le caryosome du noyau contient en réalité deux substances, un nucléole vrai et de la chromatine diffuse dans la substance nucléaire. Schaudinn, 1900, chez *Coccidium*, a constaté que le caryosome renfermait à la fois des mottes chromatiques et de la plastine les réunissant. D'après Hartmann et Prowazek, il en est de même pour le caryosome des Trypanosomes d'Oiseaux en culture, et pour le corps interne de *Plasmodiophora*, *Polytoma*, *Bodo*, *Trichomastix*, etc. Hartmann, 1909, 1911, a récemment accentué davantage encore ses idées sur le dualisme nucléaire, et a de nouveau affirmé que le caryosome chez les Coccidies, par exemple, renfermait tous les composants, locomoteurs, trophiques et idiochromatiques du noyau, et qu'il avait la valeur d'un noyau totipotent. Mais Debaisieux, 1912, objecte que, d'après les observations d'Hartmann et Chayas, 1910, sur les Hæmogrégarines, celles de Keysselitz, 1908, sur *Myxobolus*, celles de Léger, 1907, sur *Ophryocystis* et les siennes sur les Coccidies, il existe en dehors du caryosome un élément condensé ou noyau pseudocaryosomien, dont l'existence ne permet pas d'admettre la totipotence du caryosome.

En dernier lieu, le caryosome se comporte, pendant la division, de façon indépendante. Il se divise en deux grains ou corps chromatiques et fournit une sorte de fuseau central réduit à une tige fusoriale, réunissant ces deux corps. C'est ce qu'ont observé une foule d'auteurs, chez les espèces de Protistes les plus variées; les périodiques, où sont publiés des mémoires de protistologie, sont remplis de figures représentant la tige fusoriale unissant les deux moitiés du caryosome primitif. Ce phénomène a été constaté notamment chez *Euglena* par Keuter, 1895, chez *Eustreptia* par Steuer, 1903, chez *Entosiphon*, *Plasmodiophora* par Prowazek, 1903, 1905, chez *Amœba* par Wahlkamp, 1904, chez les Coccidies par Schaudinn, 1900, Jollos, 1909, Debaisieux, 1912, et d'autres. Dans tous ces cas, le corps interne ou caryosome, appelé aussi nucléocentrosome par Keuter, 1895, Sand, 1899, et d'autres auteurs, se divise de façon autonome et se partage en deux grains que réunit un filament chromatique homologue d'un fuseau central. La chromatine du caryosome peut même former des chromosomes. Chez *Plasmodiophora*, d'après

Prowazek, 1905, la division végétative du noyau se distinguerait de la division générative; dans la première le caryosome se divise en haltère; dans la seconde, il forme deux centrosomes et un fuseau central, et sa chromatine sert à l'édification des chromosomes. C'est, d'après Wahlkamp, 1904, le caryosome qui fournit, chez *Amœba*, les corpuscules polaires du fuseau de division; ceux-ci abandonnent de la chromatine qui forme la plaque équatoriale.

Prowazek, 1907, pousse si loin le désir de généraliser l'état binucléé chez les Protistes que, non content d'individualiser chez les Flagellates vrais et chez les autres Protozoaires le caryosome et le fuseau central qui en est issu, pour en faire le second noyau de la cellule, il veut retrouver même chez les Spirochètes l'homologue de ce caryosome et de ce fuseau central. La tige axiale des Spirochètes représenterait le corps interne du noyau et le fuseau, et correspondrait au blépharoplaste et au fouet marginal des Trypanosomes, c'est-à-dire, d'après les idées de Schaudinn, à un second noyau et au fuseau central; l'enveloppe chromatique qui entoure ce corps interne représenterait le noyau végétatif des Trypanosomes.

4° *Le noyau centrosomo-blépharoplastique en général. Phylogénie du deuxième noyau.*

La théorie du dualisme nucléaire ne peut en rester à l'opposition pure et simple de deux noyaux, de deux parties d'un noyau unique, ou même de deux chromatines, de caractère fonctionnel différent, trophique d'une part, génératif de l'autre. Elle doit s'élargir et se compléter, pour deux raisons.

Elle doit se compléter, parce que, chez les Protozoaires, l'un de ces noyaux, le blépharoplaste des Flagellates, n'a pas que des fonctions soit végétatives, soit génératives, mais est avant tout un noyau locomoteur, qui tient sous sa dépendance les mouvements des fouets. Woodcock, 1906, l'a opposé sous le nom de kinétonucléus au noyau principal ou trophonucléus. Pour pouvoir conserver le dualisme nucléaire, il faut donc, sans faire intervenir une troisième chromatine, incorporer la nouvelle fonction locomotrice du blépharoplaste à une autre.

La théorie du double noyau doit aussi s'élargir et se généraliser pour une autre raison. Il est en effet impossible d'isoler complètement la cellule-Protozoaire dans la nature et de s'abstenir de rechercher ses affinités avec les cellules des Métazoaires. Or il y a dans celles-ci, outre le cytoplasme, deux organes cellulaires en présence, le noyau et le centrosome. Si donc la théorie du dualisme nucléaire est susceptible de la plus large généralisation, et il est indispensable qu'elle le soit, le

second noyau des Protistes en général, le noyau blépharoplastique et locomoteur des Flagellates en particulier, doit être l'équivalent du centrosome des Métazoaires, doit avoir à la fois la signification morphologique et fonctionnelle d'un centrosome et d'un noyau. Le second noyau doit être un noyau centrosomo-blépharoplastique, et fonctionner aussi bien comme centre cinétique interne dans la division cellulaire que comme centre cinétique externe pour le mouvement flagellaire. On peut se représenter (voir le schéma de la fig. 35) de la façon suivante l'avènement de ce noyau à double action locomotrice. Supposons que dans le dernier terme de la série des *Mononucleata* (fig. 35), non seulement le grain basal, mais encore le centriole et tout le caryosome sortent du noyau, on obtiendra ainsi un blépharoplaste, un noyau blépharoplastique. Que lors de la division cellulaire le caryosome et son centriole éprouvent la même migration, le second noyau sera un centrosome. Dans les deux cas sera constitué un corps nucléaire adjacent au noyau principal, pouvant fonctionner comme blépharoplaste si la cellule est flagellée, et comme centrosome dans tous les cas. Comme l'explique Chatton (1910), l'idée d'homologuer le caryosome au centrosome s'est imposée de bonne heure aux protistologues, sous la pression de certains faits. D'une part en effet dans la grande majorité des Protistes, le noyau est un centronucléus (Boveri, 1901), c'est-à-dire que le centre de division, le centrosome physiologique, est intranucléaire. D'autre part chez les Métazoaires la règle est la situation ou tout au moins l'apparition extranucléaire du centrosome. Mais chez les uns et les autres on trouve des formes dans lesquelles l'origine intranucléaire d'un centre normalement extranucléaire n'est pas douteuse. De là, dès longtemps, naquit l'idée d'un caryocentrosome ou nucléolocentrosome.

La signification morphologique et fonctionnelle du second noyau comme centre cinétique interne et externe, comme organe centrosomo-blépharoplastique, ookinétonucléus, a été soutenue par Laveran et Mesnil, Hartmann et Prowazek, Bosc, Minchin et par les principaux protistologues. Hartmann et Prowazek notamment homologuent sous le nom de noyau locomoteur le blépharoplaste des Trypanosomes, les formations rangées par les protistologues parmi les centrosomes (savoir le centrosome des Diatomées et des Héliozoaires, le caryosome ou nucléo-centrosome des Amibes et des Flagellés) et le centrosome vrai des Métazoaires. Cette homologie ressort, pour Hartmann et Prowazek : 1° de la structure; 2° de l'origine; 3° des transformations cycliques; 4° de la fonction.

1° La ressemblance structurale est surtout complète avec les grands centrosomes ovulaires (Oursin, *Ascaris*, *Unio*, *Rhynchelmis*) et spermatocytaires (*Ascaris*), qui possèdent une structure alvéolaire, et qui ne

deviennent homogènes, comme d'ailleurs le blépharoplaste, que quand ils sont riches en plastine. Dans l'intérieur du centrosome, comme du blépharoplaste et du caryosome, il y a un centriole on *Centralkorn*. La seule différence entre le blépharoplaste ou le caryosome d'une part, et le centrosome des Métazoaires d'autre part, consisterait dans l'absence de chromatine dans le second.

2° Le blépharoplaste naît de l'amphinucléus d'*Hæmoproteus* par une division semblable à une mitose. Mais les formations nucléaires des Protozoaires qui peuvent être identifiées à des blépharoplastes formés par mitose, telles que le centrosome spongieux d'*Actinosphærium* et le *Centralkorn* d'*Acanthocystis* sont dues à un bourgeonnement nucléaire. De la même façon, le centrosome des Métazoaires, dans les quelques cas où il était inclus dans le noyau principal, en sort et peut ensuite se reconstituer à nouveau à l'intérieur de ce noyau : chez *Thysanozoon* (Schockaert, 1901), *Prostheceræus* (Gérard, 1901), *Asterias*. Il est possible d'ailleurs, que dans ces cas exceptionnels, le centrosome n'ait fait que rentrer momentanément dans le noyau. Par comparaison on sait que si chez *Halteridium* le blépharoplaste est expulsé du noyau, chez *Protéosoma* et *Plasmodium* il peut y rentrer (Hartmann, 1907 *b*).

3° Les centrosomes des Métazoaires et leurs équivalents (blépharoplastes et caryosomes) chez les Protozoaires subissent les mêmes changements cycliques. Ils ont été décrits chez les Métazoaires par v. Erlanger, 1898 *a*, Boveri, 1901, Vejdowsky et Mrazek, 1903; ils consistent chez *Rhynchelmis* en des alternatives de construction et de destruction du centrosome dont le seul centriole demeure immuable. Il en est de même pour le caryosome des Protistes chez les Coccidies (Siedlecki), chez les Amibes, chez *Myxobolus* et *Actinosphærium* (R. Hertwig) et chez les Trypanosomes (Prowazek, 1905 *b*).

La division des caryosomes des Protistes aussi bien que des centrosomes des Métazoaires se fait suivant deux types : celui de la division directe par étranglement, celui de la division indirecte avec un vrai fuseau central. Le premier cas doit être considéré comme primitif; il se produit quand l'enveloppe plasmique ou centroplasma est intimement mélangée au centriole comme dans les blépharoplastes, le caryosome d'Amœbiens et de nombreux centrosomes de Métazoaires. Boveri, 1900, a déjà souligné la ressemblance des images de division : celle du centrosome de *Diaulula* (Mac Farland) est identique à celle du caryosome de certains Amœbiens.

4° Enfin les deux sortes de formations prennent part à la constitution de baguettes axiales de soutien ou d'organes flagellaires de mouvement. C'est ce qui ressort de la comparaison de la formation du fouet des Trypanosomes avec celle du filament axile des spermatozoïdes (Schaudinn,

1905, Prowazek, 1905, 1907, Gross, 1906). Prowazek, 1902, chez *Helix* et Gross, chez *Pyrrhocoris*, ont trouvé que le filament axile, comparable à un fouet, provient d'une centrodesmose étendue entre deux centrioles-fils. D'après les descriptions de Schaudinn, 1904, et de Prowazek, 1905 *b*, le filament marginal de la membrane ondulante de *Trypanosoma* et d'*Halteridium* dérive aussi d'une centrodesmose dont les extrémités sont épaissies en centrioles; il en est de même dans la production des microgamètes de *Proteosoma* et *Halteridium* (Hartmann, 1907). Les recherches de Schaudinn sur *Hæmoproteus* montrent que ces centrioles proviennent de noyaux transformés; d'autre part, Gross, chez *Pyrrhocoris*, conclut que les centrosomes sont les équivalents d'un deuxième noyau, de fonction locomotrice. La formation de baguettes axiales élastiques telles que celles de *Trichomonas* et *Trichomastix* est due aussi à une centrodesmose. Ces baguettes se forment, au cours de la division, de la façon suivante (Prowazek) : la baguette axiale (*Achsenstab*) dérive d'une sorte de fuseau central; les corpuscules basaux des fouets sont les centrioles-fils du centriole du caryosome nucléaire et correspondent aux centrioles-fils dans le filament caudal du spermatozoïde. Dans beaucoup de cas, les corpuscules basaux des fouets demeurent unis au caryosome par un rhizoplaste qui équivaut au fuseau central.

Tous ces faits, Hartmann et Prowazek les emploient pour établir leur théorie de l'homologie des centrosomes des Métazoaires avec les blépharoplastes et les caryosomes des Protistes. Les uns et les autres doivent être considérés comme des noyaux primitifs à fonction locomotrice qui ont perdu leur chromatine. Ce deuxième noyau locomoteur, très peu variable dans la cellule des Métazoaires, offre au contraire une grande variabilité chez les Protozoaires. Tantôt ce second noyau est un blépharoplaste qui n'a qu'une fonction locomotrice et qui forme le fouet ou du moins chez lequel cette fonction est prédominante; tantôt le second noyau s'emploie aussi comme cytocentre régulateur lors de la division du noyau; tantôt enfin le noyau locomoteur n'apparaît que pendant la division du noyau principal et fonctionne exclusivement comme organe de division de ce noyau principal (*Actinosphærium*, Métazoaires). La comparaison des Protozoaires et des Métazoaires suggère l'idée, déjà émise par Bütschli, R. Hertwig, Lauterborn, Schaudinn, que le centrosome des Métazoaires dérive phylogénétiquement d'un second noyau cellulaire.

Divers auteurs, partisans du dualisme nucléaire des Protistes, ont cherché à placer cette théorie sur le terrain phylogénétique, et ont dressé des tableaux phylétiques de l'évolution nucléaire chez les Protozoaires. La figure 35 représente un de ces tableaux dressé conformément aux vues de Lauterborn et Schaudinn, de Laveran et Mesnil, d'Hartmann et Prowazek, de Berliner et d'autres.

On peut partir soit de l'état uninucléé des *Mononucleata*, soit de l'état binucléé des *Binucleata* proprement dits. Dans l'état primitif réalisé chez les *Mononucleata* le noyau contient mélangées les deux parties trophique et locomotrice; ces deux parties peuvent se séparer l'une de l'autre, la partie locomotrice s'individualisant sous la forme d'un caryosome. Celui-ci en sortant du noyau peut figurer le second noyau de la cellule. On est ainsi conduit, de ce point de départ, à l'état binucléé existant chez les *Ambonucleata*.

Un autre point de départ est le type binucléé par doublement, réalisé chez *Amœba binucleata*, qui possède deux noyaux identiques. C'est de cette origine que, d'après les vues générales de Schaudinn et Lauterborn, Laveran et Mesnil, 1901, 1902, font dériver l'état binucléé des *Ambonucleata* (fig. 35). De l'un des noyaux d'*Amœba binucleata* on peut passer à l'étape suivante, réalisée par *Paramœba Eilhardi*, où coexistent deux masses déjà différentes, l'une jouant le rôle de noyau, l'autre (Nebenkern) celui de centre cinétique interne. Pour Laveran et Mesnil, les Trypanoplasmes seraient une étape peut-être antérieure à celle de *Paramœba Eilhardi*; car les deux corps nucléaires y sont encore morphologiquement semblables et cependant l'un joue déjà le rôle de blépharoplaste. Chez les Trypanosomes les deux propriétés de centre cinétique interne seraient séparées; car le blépharoplaste ou centrosome ne fonctionne que comme centre cinétique externe. Laissant de côté la question discutable de l'antériorité des Trypanosomes par rapport à *Paramœba*, à partir de ce dernier stade deux voies phylogéniques différentes s'ouvrent ensuite, d'après Lauterborn et Schaudinn. L'une de ces voies conduit aux Ciliés; l'un des noyaux est le macronucléus; l'autre est le micronucléus, qui équivaudrait à un centrosome [1]. L'autre voie, par les *Acanthocystis*, *Oxyrrhis* et autres, par les Noctiluques, par *Actinosphærium*, dont le *Centralkorn*, la sphère et le centrosome spongieux seraient homologues au Nebenkern de *Paramœba* et représenteraient le second noyau, cette deuxième voie mènerait aux Diatomées, aux Héliozoaires et aux Métazoaires, où le centrosome aurait la signification du second noyau des autres formes [2].

1. De ce que le micronucléus des Ciliés serait le représentant du centrosome et que celui-ci pourrait être dérivé phylogénétiquement du micronucléus (Heidenhain, 1894, Boveri, 1895, Miss Stevens, 1904, Bosc, 1905), et de ce que d'autre part le blépharoplaste est un centrosome, Plimmer et Bradford, 1899, Stassano, 1901, Bosc, 1905, ont homologué le blépharoplaste à un micronucléus : homologie à laquelle Laveran et Mesnil, 1904, se refusent.

2. La théorie du dualisme nucléaire des Protistes, dont je viens de donner un résumé aussi clair que possible, est difficile à critiquer, même sans doute de la part d'un protistologue de profession. La critique est en tout cas impossible à un histologiste, qui, à défaut d'arguments sérieux pour ou contre cette conception, doit se borner à communiquer son impression personnelle. Il ne paraît pas douteux que, parmi les

La théorie du dualisme nucléaire, telle que l'ont défendue surtout Hartmann et Prowazek, est loin d'avoir eu l'adhésion unanime des protistologues. Dangeard, 1910, se refuse à l'admettre, dans quelque cas que ce soit. De façon à peu près analogue, Chatton, 1910, et Alexeieff, 1911, restreignent son application à un certain nombre de cas, ne considérant comme vrais Binucléates que certains Flagellés (Trypanosomides), la grande majorité des Ciliés, et quelques autres Binucléates d'Hartmann, sauf peut-être *Paramœba*. L'un et l'autre auteur se refusent à considérer, pour tous les autres cas, le blépharoplaste ou le centrosome comme un second noyau. Ils en donnent à peu près les mêmes raisons. Chatton, à la suite de ses études sur les *Amœba limax*, se déclare opposé à l'homologie du caryosome avec un centrosome. Dans ces deux organes cellulaires, ce sont les centrioles qui sont seuls homologues. Ni le caryosome ni le centrosome n'ont la valeur d'un second noyau cellulaire; ils n'ont en effet pas la structure nucléaire complète; ils ne fournissent pas de figure mitotique lors de la division. De son côté Alexeieff, suggéré aussi par ses recherches sur les Amibes *limax*, a nié le dualisme nucléaire et l'équivalence du second noyau au noyau principal. Traçant les grandes lignes de l'évolution du noyau chez les Protistes, il en trouve chez certains Flagellés la forme la plus simple, réduite à un caryosome; chez de nombreux Flagellés et chez les Amibes *limax*, il y a un noyau complet avec caryosome et chromatine périphérique, mais pas de centrosome; dans les formes plus évoluées, le caryosome cède au noyau la plus grande partie de sa chromatine et de sa plastine, et se réduit au centrosome qui peut devenir un blépharoplaste. Caryosome, centrosome, blépharoplaste sont donc homologues. Mais le caryosome étant partie du noyau, le centrosome et le blépharoplaste qui lui sont homologues ne peuvent être regardés comme des noyaux, bien que formés de chromatine et de plastine comme un rayon complet — à peu près parce que la partie ne peut être égale au tout. Que le caryosome soit portion intégrante du noyau, que le centrosome puisse apparaître hors du noyau, ce sont là des différences d'ordre secondaire et topographique.

protistologues qui l'ont défendue, plusieurs l'ont poussée jusqu'aux plus extrêmes conséquences, sans s'apercevoir des obstacles qui s'opposaient à sa généralisation, ou bien franchissant ces obstacles avec plus d'intrépidité que de prudence dans l'interprétation des faits. On a cependant l'impression que, dans le chaos des faits accumulés un peu pêle-mêle par la théorie du dualisme nucléaire, brille un trait de vérité. Mais la lumière est difficile à percevoir; les faits qui doivent la produire sont souvent trop obscurs par eux-mêmes pour projeter quelque clarté sur la théorie; de plus elle est parfois éteinte par l'interférence de faits franchement contradictoires. Il convient en somme de faire crédit à la théorie du dualisme nucléaire, tout en ne lui reconnaissant qu'un caractère provisoire.

CHAPITRE III

GENÈSE DU FLAGELLE

La genèse du flagelle (ou mastigogenèse) a été très inégalement étudiée dans les diverses cellules flagellées que nous avons passées en revue. On ne sait que très peu de chose sur le développement des flagelles chez les Flagellates et dans les zoospores et les gamètes des Protistes. On a beaucoup plus de renseignements sur la genèse des cils ou fouets des spermatozoïdes des Métaphytes. Enfin et surtout les études très nombreuses et très minutieuses qui ont été faites de la spermatogenèse chez les animaux ont donné sur la formation du flagelle caudal des spermatozoïdes des renseignements très précis quoique non encore concordants.

I. — Genèse du flagelle chez les Flagellates, dans les zoospores et les gamètes des Protistes.

On ne possède que peu d'observations réellement précises sur la genèse du flagelle chez les Flagellates. Elles ont été faites en général sur des individus en voie de division mitotique ou de scissiparité longitudinale. Dans le cas de division par mitose, on a constaté que le nouveau flagelle se forme à partir du centrosome de la figure de division. La scissiparité longitudinale de l'individu Flagellate, observée par de nombreux auteurs dans les genres *Trypanosoma*, *Trypanoplasma*, *Monas*, *Euglena*, *Eustreptia* et bien d'autres, est caractéristique du groupe des Flagellés, auquel elle appartient presque en propre. Cette scissiparité débute par l'appareil flagellaire et ne s'étend qu'ensuite au reste du corps; il en résulte momentanément des individus encore indivis ou incomplètement divisés, porteurs de deux appareils flagellaires. On pourrait croire que l'appareil flagellé est simplement fissuré en deux. Mais il est plus probable que l'une des deux cellules-filles doit se former son

fouet, et que celui-ci se constitue aux dépens du corps basal ou blépharoplaste. Il peut même en être ainsi pour les deux cellules-filles, quand l'espèce est multiflagellée; lorsque, par exemple, une espèce à quatre flagelles se divise, chaque cellule-fille ne reçoit par le fait de la fissuration longitudinale que deux flagelles et doit créer les deux autres sur ses propres frais. Dans les deux cas de la mitose et de la scissiparité longitudinale, les observations n'ont donné, en fait de résultat cytologique précis, que celui de la naissance du nouveau fouet sur le centrosome ou le blépharoplaste et sans doute à ses dépens. Toutefois on peut supposer que le flagelle des Trypanosomes est une émanation des blépharoplastes et, par son intermédiaire, du noyau lui-même, en raison de la chromaticité de ce flagelle qui est la même que celle de ces deux corps (Laveran et Mesnil, 1904, Bosc, 1905), contrairement à Senn, 1902, pour lequel, on le sait, le fouet n'est qu'une dépendance du périplaste.

L'étude de la sporogenèse n'a pas été jusqu'ici beaucoup plus fructueuse : elle a fourni quelques données qui concordent avec celles qu'on possède sur le développement des flagelles en général. Il faut mentionner une observation assez particulière de Zopf, 1885, sur la formation des fouets chez un Myxomycète, le *Mastigomyxa avida*; ils naîtraient aux dépens du pont d'union qui relie les deux cellules-filles. Les premières constatations précises sont dues à Plenge, 1899, et ont porté aussi sur les zoospores des Myxomycètes. Sur le même objet, Jahn, 1904, a examiné la formation des flagelles dans ses rapports avec la division mitotique du noyau et a vu ceux-ci naître sur les centrosomes de la figure de division (v. fig. 33); le résultat essentiel de ses recherches, identique à celui que nous allons voir découler des études faites sur les spermatozoïdes végétaux, est que le centrosome se comporte comme un véritable blépharoplaste, dans toute l'acception étymologique du mot. Davis, 1908, étudiant la formation des spores chez une Algue (*Derbesia*), observe que les granulations de la zoospore se fusionnent en un anneau fortement coloré et relié au noyau par des tractus protoplasmiques; cet anneau, qui est le blépharoplaste, se fend ensuite en deux anneaux superposés, dont l'un produira une couronne de cils.

D'après les observations d'Ishikawa (1900) sur les Noctiluques, le tentacule se forme aux dépens de l'archoplasma contenant un ou plusieurs centrosomes, comme la queue du spermatozoïde aux dépens des vestiges du fuseau. Le flagelle de la spore tire directement origine des fibres du fuseau central et du centrosome; celui-ci persiste dans la spore même à la base du flagelle.

La gamétogenèse des Protistes et particulièrement la microgamétogenèse, bien qu'étudiée dans divers groupes par un certain nombre d'auteurs, n'a pas fourni non plus de résultats bien précis

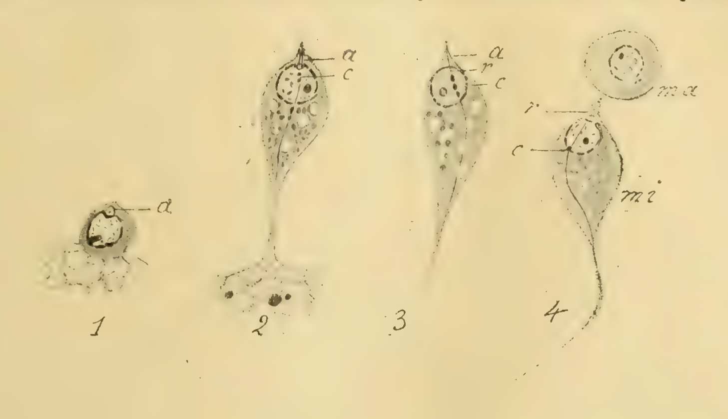


Fig. 38. — *Évolution du microgamète (spermatozoïde) chez une Grégarine,* Stylorhynchus longicollis F. St. — 1. Formation du microgamète à la surface du gamonte mâle; *a*, acrosome (sphère) contenant un granule, le centrosome. — 2. Le microgamète pédiculisé est prêt à se détacher du gamonte; *a*, acrosome; le centrosome *c*, bicorpusculaire, a quitté l'acrosome et émigre vers le pôle inférieur du noyau, le filament axile du flagelle s'est déjà formé à partir de ce centrosome. — 3. Microgamète (spermatozoïde) détaché et définitif; entre l'acrosome *a* et le centrosome *c*, il s'est formé un filament *r*, la racine du flagelle; le centrosome a donc produit deux filaments dans deux sens opposés : le filament axile du flagelle et la racine de ce flagelle. — 4. Copulation : *mi*, microgamète (spermatozoïde) fixé sur le macrogamète *ma*; *c*, le centrosome occupe le pôle inférieur du noyau; la racine du flagelle *r* s'étend de ce centrosome à l'extrémité fixée du spermatozoïde. D'après Léger.

sur la formation du flagelle. La faute en est sans doute, comme dans le cas précédent, à la petitesse des objets. Les observations de Léger, 1904 *d*, sur la genèse des microgamètes ou spermatozoïdes des Grégarines et, par exemple, de *Stylorhynchus* sont parmi les plus précises, et serviront de type. On sait que chez les Grégarines deux individus sexués ou gamontes, l'un mâle, l'autre femelle, se confondent (syzygie) à l'intérieur d'un kyste commun. Chacun forme

ensuite, par division, l'un des microgamètes, l'autre des macrogamètes, qui copuleront ultérieurement. La figure 38 représente en 1 la formation d'un microgamète à la surface du gamonte mâle; le noyau est surmonté d'un petit corps ou acrosome, à l'intérieur duquel se trouve le centrosome. Au stade 2, dans le microgamète, qui va bientôt se détacher du gamonte, on voit que le centrosome, à présent bicorpusculaire, a quitté l'acrosome et qu'il émigre vers le pôle inférieur du noyau; à partir de ce centrosome s'est déjà formé le filament axile du flagelle. En 3, le microgamète est libre; le filament axile du flagelle s'est allongé beaucoup; le centrosome bi- (ou même tricorpusculaire) a produit en direction opposée au flagelle un autre filament, la racine du flagelle ou rhizoplaste. La figure 4 enfin montre le phénomène de copulation entre le microgamète et le macrogamète.

II. — Genèse du flagelle dans la spermiogenèse végétale.

Les premières recherches publiées sur la spermiogenèse des plantes sont dues à Guignard, 1889, qui l'a étudiée chez les Fucacées, les Characées, les Bryophytes et les Ptéridophytes. Chez les Fucacées, un anneau protoplasmique délicat se forme dans le plan de symétrie du corps de l'anthérozoïde; il est destiné à produire les deux cils, antérieur et postérieur, qu'un filament protoplasmique ténu relie au stigma. Une formation analogue se développe chez les Characées. On voit d'abord le noyau se porter sur le côté de la cellule, et n'être plus recouvert que par une couche très mince de protoplasma hyalin. Puis apparaît, sur la face externe du noyau, une bande épaissie plus réfringente que le corps nucléaire, qui est produite par le noyau et due à une modification d'une partie de la substance de ce dernier. Cette bande, qui fait corps avec le noyau, en suit le contour et le recouvre comme un croissant. L'une des extrémités de ce croissant s'allonge et vient affleurer à la surface du corps cellulaire, prolongeant ainsi le noyau en une sorte de bec, qui est l'extrémité antérieure du futur anthérozoïde. Les deux fouets ou cils se différencient ensuite dans la bande hyaline qui recouvre

le noyau. Celui-ci se développe en une spirale qui forme la partie principale du corps de l'anthérozoïde. Des processus essentiellement semblables se retrouvent chez les Hépatiques, les Mousses et les Fougères.

Ce furent sur cette question les premiers faits connus, que les études de Belajeff, Webber, Ikeno, Shaw, Hirasé devaient confirmer et dont elles devaient donner une interprétation.

Belajeff, 1892, 1894, vérifia que chez les Characées les cils naissent d'une bande mince, très réfringente, intensément colorable, juxtaposée au noyau. Il retrouva ce corps chez les Équisétacées et les Fougères, où il donne aussi naissance aux cils. Comparant ces résultats avec les données établies pour la spermiogenèse animale, il conclut que le corps très colorable des cellules spermatiques des plantes correspond à celui qui existe dans les spermatides de la Salamandre et de la Souris, et que dans les deux cas il s'agit du centrosome; il identifia la bande cilifère du spermatozoïde végétal à la pièce moyenne du spermatozoïde animal et les cils du premier au flagelle caudal du second. Cette interprétation est en accord avec la conclusion émise par Strasburger, 1892 sur la nature de la bande cilifère, dont cet auteur fit une formation kinoplasmique. Les faits précédents furent confirmés par Webber, 1897, par Hirasé, 1898, par Ikeno, 1898, pour des Gymnospermes (*Zamia*, *Gingko*, *Cycas*), par Shaw, 1898, et Belajeff, 1898, 1899, chez des Cryptogames vasculaires (*Onoclea*, *Marsilia*, *Gymnogramme*).

Chez les Gymnospermes il apparaît, d'après Webber, Hirasé, Ikeno, deux corps comparables à des centrosomes, au voisinage du noyau, dans les cellules de l'avant-dernière génération (spermatocytes de deuxième ordre); Webber appelle ces corps des blépharoplastes. Ils se comportent comme des centrosomes et se placent aux pôles de la figure de division, où ils s'entourent d'irradiations astériennes puissantes. Ultérieurement les corps centrosomiques ou blépharoplastes augmentent de volume; puis leur membrane se fragmente en plusieurs bâtonnets; ceux-ci se réunissent en une bande qui s'allonge et devient périphérique; en s'allongeant elle se contourne en spirale et décrit cinq à six tours. Alors qu'elle était courte encore, elle émettait sur sa face extérieure des protubérances

qui s'allongeaient plus tard en autant de cils. Les observations d'Ikeno sur *Cycas* ne diffèrent pas essentiellement des précédentes. Le centrosome, très volumineux et d'abord homogène, se transforme dans chaque spermatide en un amas de granulations qui s'allonge en ruban; ce ruban conserve momentanément un aspect granulaire dû à son mode de formation et devient ensuite compact. Ce n'est pas ce ruban qui produit lui-même les cils; l'auteur croit que ceux-ci proviennent des irradiations astériennes développées autour des centrosomes. Les cils ainsi formés sont d'abord intra-cellulaires et ne deviennent libres qu'ensuite, refoulés par l'accroissement du noyau.

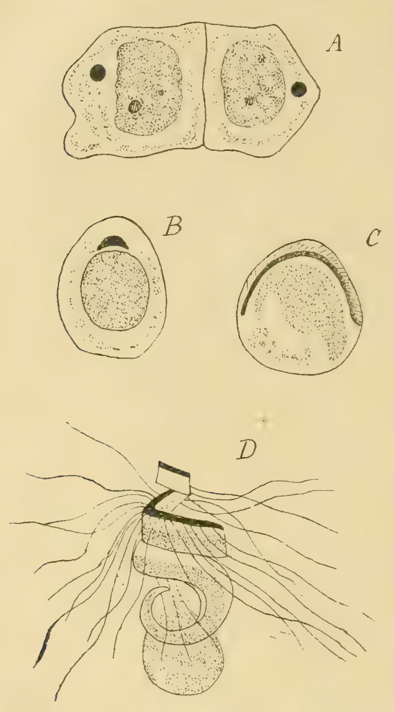


Fig. 39. — *Spermiogenèse chez une Fougère* (Gymnogramme), d'après Belajeff. — A. Deux spermatides; à côté du noyau se trouve un corps arrondi et très colorable, le blépharoplaste (centrosome). — B. Le blépharoplaste s'étale en un croissant qui recouvre le noyau. — C. Il s'est allongé en une longue bande sur laquelle de nombreux cils se sont développés. — D. Spermatozoïde définitif; le corps cellulaire et le noyau se sont enroulés en tire-bouchon; sur les premiers tours de spire se trouvent la bande ciliée et le blépharoplaste sous-jacent, au dernier tour de spire est appendu le résidu du corps cellulaire.

Hirasé, chez *Gingko*, trouve aussi dans chaque spermatide un centrosome. Celui-ci envoie vers le noyau un prolongement en forme de bec; le noyau de son côté pousse au-devant de ce bec un autre prolongement; les deux prolongements se superposent, l'expansion centrosomienne en dehors; tous deux décrivent autour du noyau trois tours de spire. C'est sur la spirale d'origine centrosomienne que se forment les cils.

Chez les Cryptogames vasculaires (*Marsilia*, *Onoclea*) Shaw trouve, à toutes les divisions successives qui mènent à la formation des spermatides, ou tout au moins dans les spermatocytes de second ordre, des corps semblables à des centrosomes, qu'il appelle

avec Webber des blépharoplastes. La spermatide n'en contient plus qu'un, qui donne naissance à la bandelette ciliée du spermatozoïde selon le mode décrit pour d'autres plantes.

Belajeff, 1901, confirme les résultats obtenus par Shaw chez *Marsilia*. Le même auteur, 1898, sur *Equisetum* et *Gymnogramme*, trouve, dans les cellules-mères, des spermatides et, dans ces spermatides elles-mêmes, des corps semblables à des centrosomes et colorables comme eux. Ces centrosomes cependant n'existent pas pendant la dernière mitose. La spermatide issue de cette mitose contient un corps qui a la situation d'un centrosome et en présente les caractères (fig. 39). C'est à ses dépens que se formera la bandelette ciliée de l'anthérozoïde. A cet effet ce corps s'allonge en croissant et s'étire en une longue bandelette, qui double les tours de spire antérieurs de l'anthérozoïde et qui portera les cils.

Les botanistes, Belajeff, Webber, Ikeno, Hirasé, Shaw, qui ont débrouillé la question de la spermiogenèse ont interprété différemment les résultats obtenus. Tous ont reconnu que le corps qui deviendra la bande cilifère du spermatozoïde offre la plus grande ressemblance avec un centrosome, mais ils diffèrent sur la question d'identité. Ikeno et Hirasé concluent à cette identité, que Zacharias, 1899 a aussi affirmée ; mais Webber et Belajeff ont fait des réserves à ce sujet, et même Shaw a été jusqu'à nier l'homologie. C'est pour ne pas préjuger la signification centrosomienne que Webber a créé pour le désigner le terme de blépharoplaste ; il ne peut certifier l'origine centrosomienne du blépharoplaste, parce que pour lui les centrosomes sont des formations temporaires et ne naissent pas les uns des autres. Belajeff, après avoir conclu (1892, 1894, 1897) à l'homologie du corps cilifère avec un centrosome, s'est montré ensuite (1897) plus réservé : faute de trouver le centrosome persistant pendant les divisions mitotiques, il n'a pas voulu affirmer que le corps cilifère ou blépharoplaste de la spermatide provienne du centrosome de la dernière cellule-mère et a regardé cette origine comme seulement vraisemblable; plus tard (1899) il est revenu à sa première opinion et a défendu l'idée que les blépharoplastes sont de vrais centrosomes, dont ils ont les caractères à tous les moments du développement de l'anthéridie. Quant à Shaw, il

nie l'identité des blépharoplastes et des centrosomes et ne croit pas qu'ils soient homologues ni même analogues aux centrosomes des plantes. Strasburger, 1900, s'est prononcé dans le débat. Il reconnaît l'exactitude des faits et le rôle joué par le blépharoplaste dans la production des cils. Mais, sur la signification morphologique de ce blépharoplaste, sans méconnaître la ressemblance incontestable que son origine et son évolution présentent avec celles du centrosome dans la spermiogenèse animale, il ne peut cependant le considérer comme un dérivé centrosomique. Le blépharoplaste en effet ne peut être rattaché aux centrosomes des tissus végétaux, car dans la spermatogenèse il est néoformé. On peut, il est vrai, le comparer au corps blépharoplastique des zoospores et des gamètes des Algues inférieures; mais ceux-ci ne sont pas, d'après Strasburger, d'origine centrosomique; ils se forment dans la couche cutanée de ces zoospores et gamètes, qui n'a de commun avec les blépharoplastes des spermatides que sa nature kinoplasmique. D'ailleurs ces blépharoplastes ne jouent pas dans la fécondation le rôle qui est dévolu aux centrosomes spermatiques des animaux. Mottier, 1904, a admis pour les blépharoplastes des spermatides de *Chara* une origine semblable.

Quant à la question de la formation des cils, tous les auteurs précités sont d'accord pour reconnaître qu'ils sont produits par le corps cilifère ou blépharoplaste. Ikeno seul pense que les cils proviennent des fibres astériennes développées autour des centrosomes.

Les recherches qui ont suivi ces premières constatations n'ont pas amené l'accord sur l'interprétation morphologique des blépharoplastes. On peut dire que toutes les opinions possibles ont été émises sur la valeur morphologique et sur l'origine de ces corps.

Ikeno, 1903, 1904, chez *Marchantia*, s'en tenant à sa première opinion, et Lewis, 1906, chez *Riccia*, soutiennent l'identité du blépharoplaste et du centrosome. Ikeno voit dans chaque spermatide le centrosome se porter à une des extrémités du corps et former à ses dépens les deux cils. Lewis trouve dans les cellules de l'anthéridie et dans les spermatides de petits corps identiques à des centrosomes; ils se forment *de novo* à chaque division cellulaire; mais ceux de la dernière division persistent et deviennent les

blépharoplastes aux dépens desquels naissent et s'accroissent les cils.

Les autres auteurs récents, influencés sans doute par l'idée classique de la non-existence de vrais centrosomes chez les plantes, se sont refusés à considérer les blépharoplastes comme de nature centrosomienne, et leur ont assigné diverses origines. Chamberlain, 1909, chez *Dioon*, les regarde comme vraisemblablement d'origine nucléaire; les blépharoplastes, d'abord homogènes, se vacuolisent ensuite et se décomposent en fins granules dont se constitue le ruban spiral cilifère.

Yamanouchi, 1908, chez *Nephrodium*, a constaté au cours de la spermatogenèse la formation de blépharoplastes qui, pendant la mitose, occupent les pôles du fuseau et se comportent par conséquent comme des centrosomes. Ils n'en sont pas cependant, car il n'existe pas de vrais centrosomes. Ces blépharoplastes se différencient en effet directement dans le cytoplasme.

Une autre catégorie de botanistes, sans chercher à préciser l'origine et la nature des blépharoplastes, se sont élevés contre leur assimilation à des centrosomes. Mottier, 1904, chez *Chara*, estime que si les corpuscules trouvés dans les jeunes générations cellulaires des anthéridies sont bien des centrosomes, ce ne sont pas les mêmes corps qui, après la dernière division, jouent dans la spermatide le rôle de blépharoplastes. Il pense, conformément à l'opinion émise par Strasburger, 1900, sur les blépharoplastes des zoospores de Chlorophycées, que les blépharoplastes des *Chara* proviennent de la membrane plasmique des corps cellulaires. Miyake, 1905, et Bolleter, 1905, étudiant la spermatogenèse de diverses Hépatiques, n'ont pu, contrairement aux observations d'Ikeno et de Lewis sur *Marchantia* et *Riccia*, trouver de vrais centrosomes dans les divisions des anthéridies. D'après Ikeno et Lewis, à la fin de chaque division nucléaire les pseudo-centrosomes disparaissent, sauf après la dernière à la suite de laquelle ils demeurent pour fonctionner comme blépharoplaste. Bolleter signale chez *Fegatella*, en outre du blépharoplaste, un corps accessoire chromatoïde, qui fournit une pièce d'union entre le noyau et le blépharoplaste. Escoyez, 1907, chez *Marchantia*, trouve bien aux sommets du fuseau des

corpuscules semblables par leur forme et leur situation à des centrosomes, qui après la dernière division deviennent des blépharoplastes ; ce ne sont toutefois pas pour lui de vrais centrosomes, mais de simples « porteurs de cils ». * Ikeno, 1906, a concilié ces données contradictoires avec ses propres observations sur les Hépatiques en admettant que, chez les Hépatiques inférieures (*Marchantia*, *Riccia*), les centrosomes jouent leur rôle aussi bien que celui de blépharoplastes, tandis que chez les Hépatiques supérieures ils disparaissent des pôles du fuseau et se spécialisent dans la fonction blépharoplastique. Humphreys, 1906, chez *Fossombronia*, a admis que les blépharoplastes paraissent pour la première fois dans le cytoplasme de la spermatide et y fonctionnent immédiatement comme formateurs de cils. * Arnoldi, 1909, chez *Salvinia*, nie l'équivalence des blépharoplastes, qui se montrent dès les premières phases de la spermiogenèse, avec de vrais centrosomes.

En tenant compte de tous les faits discordants produits sur la nature et l'origine des blépharoplastes, et s'appuyant d'autre part sur ses observations propres, Ikeno, 1906, se voit obligé de conclure que les blépharoplastes ne sont pas partout des corps homologues. Il distingue ainsi : 1° les blépharoplastes centrosomatiques, c'est-à-dire ceux qui dérivent soit ontogénétiquement, soit phylogénétiquement d'un centrosome (Myxomycètes, Hépatiques, Cryptogames vasculaires, Gymnospermes) ; 2° les blépharoplastes plastodermiques (Chlorophycées, Characées) ; 3° les blépharoplastes nucléaires (Flagellates).

(*A suivre.*)

Recherches sur la structure,

l'évolution et le rôle

de la Vésicule ombilicale de l'Homme

Par A. BRANCA

(*Suite et Fin*[1].)

QUATRIÈME PARTIE

DOCUMENTS

Vésicule n° 1.

Cette vésicule provient d'un embryon humain long de 0 mm. 9, large de 0 mm. 6; elle était contenue dans un œuf de 7 mm. 5 × 4 mm. × 12 mm. Elle a été étudiée par Debeyre dans une note à la Société de Biologie; grâce à l'amabilité de mon excellent collègue et ami, j'ai pu examiner les coupes de cette vésicule et contrôler l'exactitude de la description qu'il a donnée; je résume donc ici, presque textuellement, l'observation de cet auteur.

La vésicule est réniforme; sa surface externe est lisse, sauf dans son tiers distal où elle porte une série de reliefs, déterminés par les vaisseaux. Son grand diamètre atteint 0 mm. 9, le petit 0 mm. 55; sa paroi varie de 10 à 150 μ (région des franges).

L'endoderme vitellin n'a encore émis ni bourgeons pleins, ni diverticules creux. C'est un épithélium simple, sauf en quelques points où l'on observe un début de stratification, qui n'est pas attribuable à l'obliquité des coupes. Cet épithélium se montre sous deux aspects : presque partout, il « revêt l'aspect d'une lame protoplasmique syncytiale, semée de noyaux[1]; c'est seulement, de loin en loin, que l'on voit une cellule se limiter par un contour net des cellules qui l'avoisinent ».

Comme la pièce étudiée par Debeyre est en parfait état de conservation, on ne saurait attribuer l'aspect syncytial à un artefact. Cet aspect

1. Voir *Journal d'anatomie*, n^{os} de janvier-février et mars-avril 1913.

représente la forme initiale de l'endoderme vitellin. « Rien n'est plus variable que la forme des noyaux; on les trouve ronds, ovales, allongés en bâtonnets; rien n'est moins fixe que leur taille : elle oscille entre 4 et 20 μ; il existe des plages assez étendues, dépourvues de noyaux. »

Il n'existe ni enclaves, ni différenciations protoplasmiques dans l'endoderme vitellin, et nombre d'éléments sont dégénérés ou déjà en voie d'élimination dans la cavité vésiculaire. Rien ne permet encore de distinguer l'endoderme vitellin du futur endoderme intestinal.

Le tissu conjonctif, absent par endroits, est formé de cellules étoilées, superposées, par points, sur 2 ou 3 rangs, parallèlement à la surface vésiculaire.

Les îlots de Wolff n'existent que dans le pôle distal de la vésicule et dans le pédicule abdominal; ils se montrent sous divers aspects « 1° Ils sont pleins et formés de plusieurs assises cellulaires disposées concentriquement; 2° Ou bien ils constituent un amas opaque de substance amorphe, parsemé irrégulièrement de noyaux de même taille; 3° Autour d'une lumière arrondie peuvent se disposer des éléments cellulaires homotypes; 4° Les festons irréguliers de la surface externe de la vésicule peuvent être remplis de cellules tassées les unes contre les autres, non différenciées le plus souvent, quelques-uns de ces éléments sont en mitose; 5° Certains de ces îlots présentent un arrangement régulier des cellules à leur périphérie. Leur cavité est ou non cloisonnée et l'on trouve des éléments centraux déjà différenciés et d'autres situés en bordure. »

De cette observation, on peut « conclure que les îles du sang ou les premières cellules sanguines apparaissent en dehors de l'embryon, dans l'épaisseur de la vésicule ombilicale. C'est vers le pôle distal seul que nous trouvons ces « îles », très voisines les unes des autres; nous ne saurions affirmer que ces îlots s'anastomosent en réseau. Nous constatons aussi que, déjà, certains éléments du sang se différencient par leur cytoplasme et aussi par leur taille des éléments voisins. »

La lame conjonctivo-vasculaire « est limitée du côté du cœlome externe par une rangée de cellules essentiellement polymorphes, tantôt prismatiques, hautes ou basses, tantôt pavimenteuses et tantôt endothéliformes. Le noyau des cellules cœlomiques possède un nucléole, parfois deux; ces noyaux sont, en général, moins volumineux que ceux de l'endoderme et l'assise, dans son ensemble, apparaît syncytiale. Là, où la nappe mésenchymateuse manque, le mésothélium double immédiatement l'assise endodermique. »

Vésicule n° 2.

Cette vésicule, la plus jeune de celles que je possède, provient d'un embryon très jeune, comme le montrent son diamètre (1 mm. 7) et sa

structure. Elle me fut donnée autrefois par mon maître, le professeur Duval.

La paroi vésiculaire est d'épaisseur très variable; ses régions les plus minces ne dépassent pas 12 μ; ses régions les plus épaisses atteignent 245 μ.

La surface interne est assez régulière; l'externe, au contraire, se montre hérissée d'une série de prolongements polymorphes, formés de tissu conjonctif. De ces prolongements, les uns sont petits, disposés parallèlement comme les dents d'un peigne, et répartis sur un seul segment de la vésicule. Les autres sont volumineux, coniques, hémisphériques ou claviformes.

L'endoderme vitellin est uniquement représenté par un rang de cellules cubiques ou un peu aplaties; il n'émet ni bourgeons pleins, ni diverticules creux, et autant qu'on en peut juger sur l'état de cette pièce qui n'est pas, malheureusement, aussi bien conservée qu'on le désirerait, il ne présente aucune trace de différenciation.

Le tissu conjonctif, en revanche, est très développé, il est formé de cellules étoilées, anastomosées par leurs prolongements lamelleux ou filiformes. Ces cellules sont espacées les unes des autres; elles constituent un réseau à larges mailles qui s'étend de l'endoderme vitellin au mésothélium et rappelle la substance caverneuse des ganglions lymphatiques.

Des vaisseaux grêles (15 à 35 μ) et rares courent dans le mésenchyme; ils sont gorgés de globules rouges nucléés. Dans certains vaisseaux, les hématies sont étroitement serrées les unes contre les autres; dans d'autres, elles sont espacées au sein d'une substance grenue qui n'est autre que le plasma sanguin coagulé. Autour de certains vaisseaux, les cellules mésenchymateuses s'ordonnent à la façon de rayons : il en est ainsi dans quelques-uns des gros prolongements qui hérissent la surface externe de la vésicule.

Quant au mésothélium, il est formé d'une assise de cellules cubiques, de 9 à 10 μ, cellules qui sont notablement plus volumineuses que les éléments de l'endoderme vitellin.

Vésicule n° 3.

Cette vésicule fut envoyée, sans l'embryon, au Dr Debeyre qui en a fait les coupes et me les a données. De par sa structure, elle appartient à un embryon jeune de moins de 4 mm.

Aplatie, longue de 1 mm. 205, large de 0 mm. 43, cette vésicule présente une paroi dont l'épaisseur varie de 20 μ à 213 μ.

Sa surface interne porte deux ou trois petits festons au-dessous desquels des vaisseaux soulèvent l'endoderme vitellin. A sa surface externe, se dressent quelques saillies conjonctives que parcourt parfois un vais-

seau sanguin. Les festons internes et les saillies externes se correspondent par endroits.

L'endoderme vitellin est simple. Il est représenté tantôt par des cellules polyédriques, volumineuses et nettement individualisées (15 μ), tantôt par des éléments aplatis (4 à 5 μ) qui paraissent fusionnés en syncytium, autant qu'on en peut juger sur cette pièce dont l'état de conservation laisse malheureusement à désirer. L'endoderme n'émet encore ni bourgeons pleins, ni diverticules creux. Il paraît grossièrement grenu et il ne nous a paru présenter encore aucune différenciation cellulaire (cils, grains de sécrétion, protoplasma fonctionnel).

Le tissu conjonctif est très inégalement développé suivant les points considérés. En quelques endroits, il paraît manquer; l'endoderme vitellin semble alors s'appliquer contre le mésothélium; ailleurs, entre les deux épithéliums, s'interposent des cellules étoilées dont les noyaux, sont, çà et là, assez rapprochés les uns des autres. Ce tissu conjonctif est traversé par des vaisseaux de 27 à 65 μ qui sont gorgés d'hématies nucléées, et sont toujours plus rapprochés de l'endoderme vitellin que du mésothélium.

Le mésothélium est représenté tantôt par des cellules polyédriques étroites et hautes (5 μ sur 11 μ) tantôt par des cellules aplaties (2 μ 6) qui sont toujours disposées sur un seul rang.

Vésicule n° 4.

Cette pièce, fixée en masse par l'alcool, à la clinique Beaudelocque, montre le chorion revêtu sur toute sa surface de villosités.

A l'intérieur de l'œuf, on voit l'embryon et la vésicule ombilicale dont le diamètre maximum atteint 2 mm. 9.

La paroi vésiculaire a 110 à 115 μ d'épaisseur moyenne, mais il existe une région où cette paroi est très mince (43 μ); en d'autres points, elle atteint jusqu'à 215 μ.

La surface interne de la vésicule est lisse; la surface interne porte, çà et là, des saillies. Sur une coupe, il existe, par exemple, 4 saillies voisines les unes des autres; l'une d'entre elles est petite et uniquement constituée par du tissu conjonctif jeune; les trois autres sont volumineuses et formées, à la fois, par du tissu conjonctif et par un vaisseau sanguin.

L'épithélium, disposé sur une seule assise, affecte la forme de polyèdres ou de pyramides implantées par leur pôle effilé. Hautes de 23 μ, larges de 10 à 15, les cellules sont munies d'un noyau de 8 à 10 μ, situé souvent au pôle apical de l'élément; le corps cellulaire, sur les préparations à l'hématoxyline ferrique, apparaît semée d'une foule de fines granulations colorées en noir. Je ne tire de cette constatation aucune conclusion, étant donnée la façon dont la pièce a été fixée.

En quelques points, l'épithélium se déprime; il émet de courtes invaginations qui pénètrent dans le tissu conjonctif sous-jacent et représentent l'ébauche des cryptes, si développées sur les vésicules d'âge plus avancé.

Le tissu conjonctif est constitué par des cellules anastomosées en un réseau lâche que parcourent des vaisseaux de 90 μ, gorgés de globules rouges nucléés.

Le mésothélium est formé soit de cellules aplaties, soit de cellules cubiques.

Vésicule n° 5.

Cette vésicule provient d'une grossesse extra-utérine dont mon collègue et ami Couvelaire a donné dans sa thèse, une description détaillée; il s'agit d'une femme qui fut laparotomisée 50 jours après les dernières règles.

Les coupes perpendiculaires au grand axe de la trompe, qui fut fixée dans le Zenker, montrent une large cavité au centre de l'organe. Le chorion, qui forme l'ébauche placentaire, limite cette cavité où l'on trouve un embryon de 5 mm., entouré par l'amnios. Entre l'amnios et le chorion, sur un des côtés de l'embryon, la vésicule ombilicale se projette suivant un cercle, presque régulier, de 3 mm. de diamètre.

Épaisse de 100 à 210 μ selon les points considérés, la paroi vésiculaire est légèrement festonnée à sa face interne; sa surfaee externe porte des saillies déterminées par les vaisseaux et par les bourgeons de l'endoderme vitellin; ces saillies ne présentent aucun rapport avec les festons que présente la face interne de la vésicule.

L'épithélium ombilical est représenté presque partout par de hauts éléments polyédriques (40 μ), d'une régularité de forme remarquable. Le pôle apical de la cellule est convexe et encadré par des bandelettes de fermeture. De loin en loin, il porte une garniture ciliée. Le pôle d'implantation repose sur le tissu conjonctif. Le noyau est clair et volumineux, plus ou moins superficiel, et remarquable par son gros nucléole, de siège excentrique, le plus souvent unique, par sa chromatine rare, semée sur un fin réseau de linine.

Le cytoplasme est grenu et montre ces filaments grêles et flexueux que nous retrouverons dans nombre de nos pièces.

De loin en loin, il existe dans l'épithélium superficiel des cellules en voie de dégénérescence.

L'endoderme vitellin émet, de place en place, des bourgeons.

De ces bourgeons, les uns sont pleins, de taille variable, au nombre de 4 à 5 par coupe; les autres, plus nombreux (10 à 12 par coupe), portent en leur centre une cavité arrondie ou irrégulière qui reste close ou

communique avec la cavité vésiculaire. Ces bourgeons ont la structure de l'épithélium vitellin dont ils procèdent.

Le tissu conjonctif est représenté par des cellules fixes disposées par couches, étalées parallèlement à la surface de l'organe.

Il est semé de capillaires volumineux qui sont surtout abondants dans le segment de la vésicule où font défaut les bourgeons épithéliaux.

Quant à l'épithélium péritonéal, il est partout constitué de cellules polyédriques dont le pôle libre, muni d'une bordure en brosse, est encadré par des bandelettes de fermeture.

Vésicule n° 6.

Cette vésicule est celle d'un embryon de 6 mm. 5. Je la dois à la très grande obligeance de M. le professeur Tourneux.

De coupe réniforme, longue de 3 cm. 5, large au maximum de 1 mm. 5, cette vésicule présente une paroi mince, mais d'épaisseur inégale.

Sa paroi convexe est mince (40 μ) et d'épaisseur assez uniforme (40 μ). Sa paroi concave, plus épaisse (128), assez irrégulière, porte à sa face externe des saillies déterminées par des vaisseaux.

L'endoderme vitellin, haut de 16 à 20 μ, est prismatique, régulièrement polyédrique, et disposé sur un seul rang sur la paroi convexe de la vésicule; sur l'autre paroi, il est stratifié par places et porte quelques bourgeons pleins, quelques diverticules, et quelques petits kystes. Cet endoderme présente un noyau de siège très variable; unique le plus souvent, le corps cellulaire se colore vivement sur les cellules étroites; il est remarquablement clair sur les éléments volumineux où le cytoplasme est porteur de ces filaments, colorables par le carmin, que nous avons maintes fois signalés.

Un tissu conjonctif, peu abondant, entoure les vaisseaux sanguins disposés sur un seul rang et, exceptionnellement sur deux [1]. Ces vaisseaux sont tous perméables et bourrés de cellules sanguines.

Le mésothélium est polyédrique et ses éléments sont notablement plus petits que ceux de l'endoderme vitellin.

Quand au canal vitellin, il est bordé d'une assise de cellules polyédriques; il est flanqué de vaisseaux : deux d'entre eux sont volumineux; deux sont très petits. Un tissu conjonctif, très peu abondant, sépare et réunit tous les organes du pédicule vitellin. Il est revêtu de mésothélium.

1. En pareil cas l'un des vaisseaux est toujours de très petite taille.

Vésicule n° 7.

Cette vésicule provient d'un autre embryon de 6 mm. 5; je la dois, comme la précédente, à l'amabilité du professeur Tourneux.

Ovoïde, longue de 4 mm., large de 2, cette vésicule mince (90 μ) sur une de ses moitiés, est notablement plus épaisse sur son autre segment (160 à 200 μ) qui, seul, est porteur de diverticules creux et de kystes.

L'endoderme vitellin est simple ou stratifié sur deux ou trois couches, selon les points considérés ; il est toujours simple au-dessus des gros vaisseaux qui courent dans la paroi vésiculaire. Muni d'un noyau, unique le plus souvent, qu'on trouve fréquemment en mitose, le cytoplasme est semé de formations basophiles notablement plus abondantes que dans la vésicule précédente.

Là où la paroi vésiculaire est épaisse, l'endoderme émet des bourgeons pleins, et aussi des diverticules creux et des kystes dont le revêtement est polymorphe. Diverticules et kystes sont parfois très longs; ils se prolongent alors sur la face externe des vaisseaux sanguins, qu'ils recouvrent et séparent du mésothélium.

Le tissu conjonctif vésiculaire est très lâche, de type réticulé à mailles vides. Les mitoses y sont nombreuses.

Les vaisseaux sanguins, disposés sur un ou deux plans, sont canalisés et bourrés de globules sanguins.

Le mésothélium est polymorphe, là polyédrique, là lamelleux; son pôle est partout revêtu d'une bordure en brosse.

Vésicule n° 8.

Cette pièce que je dois à l'obligeance du professeur A. Nicolas provient d'une grossesse double. Les deux embryons avaient environ 8 mm. de longueur :

La paroi vésiculaire présente, à sa face externe, une série de reliefs vasculaires.

Son endoderme a édifié, par places, des bourgeons pleins, des diverticules creux et des kystes.

Le tissu conjonctif est semé de globules rouges nucléés.

Le mésothélium est polymorphe. Ici lamelleux, là cubique, ailleurs polyédrique haut, il est partout revêtu d'une bordure en brosse très fournie, très serrée, haute de 2 μ 5. Les poils de la brosse semblent s'implanter sur une ligne fortement colorée par l'hématoxyline ferrique, qui marque le contour de l'extrémité libre du mésothélium.

Vésicule ombilicale n° 9.

Cette pièce, que je dois à l'obligeance de mon collègue et ami Couvelaire, provient d'un avortement provoqué en raison de vomissements incoercibles. Elle a été fixée avec grand soin, dans le liquide de Bouin, au cours même de l'intervention thérapeutique. Je ne puis malheureusement fixer qu'approximativement l'âge de cette grossesse, car la tête faisait défaut sur l'embryon qui m'a été remis avec la vésicule. Autant qu'on en puisse juger par l'examen des organes, on peut approximativement fixer la taille de cet embryon à 8 ou 9 millimètres.

La vésicule proprement dite, d'un diamètre maximum de 6 millimètres, présente une paroi d'épaisseur si irrégulière que certaines régions sont près de 10 fois plus épaisses (515 μ) que certaines autres (58 μ).

Sa surface externe présente des saillies déterminées par des cryptes, ouvertes ou fermées, par des vaisseaux, et exceptionnellement par un épaississement du tissu conjonctif; parfois plusieurs facteurs interviennent pour provoquer un soulèvement de la face externe de l'organe. C'est le cas quand un vaisseau se trouve entouré d'une gaine épaisse de mésenchyme.

La surface interne de la vésicule porte aussi des reliefs : ils sont dus soit à un épaississement de l'endoderme vitellin, soit à des kystes, et parfois même à des vaisseaux.

Ajoutons qu'il est exceptionnel de voir un même vaisseau provoquer la formation de crête sur les deux faces de la vésicale.

En somme, ces reliefs se ramènent à deux types : les uns sont de taille très réduite; les autres constituent de longs plis qui peuvent courir sur la majeure partie de la paroi vésicale; ces derniers sont toujours déterminés par les gros vaisseaux qui circulent dans l'épaisseur de la paroi vésiculaire.

L'endoderme vitellin est un épithélium polyédrique, de haute taille. Cet épithélium est simple ou stratifié. Il est toujours simple lorqu'un gros vaisseau court à sa face profonde; il est souvent stratifié dans l'intervalle des vaisseaux; et comme ces vaisseaux sont assez rapprochés les uns des autres, les zones d'épithélium stratifié prennent l'aspect de bourgeons, et, sur de larges plages, ces bourgeons alternent, assez régulièrement, avec les vaisseaux. Ici et là, ces bourgeons s'enroulent en crosse autour d'un vaisseau, et s'étalent jusque sur sa face mésothéliale.

Des cryptes sont annexés à l'épithélium; leur lumière est souvent piriforme et leur petite extrémité s'ouvre à la surface interne de la vésicule; quand ces diverticules sont coupés tangentiellement à leur paroi, ils peuvent simuler un bourgeon plein; quand la section qui les inté-

resse passe en dehors de leur orifice, ils peuvent en imposer pour un de ces kystes qu'il n'est pas rare d'observer dans l'épaisseur de l'endoderme vitellin. Aussi est-il de toute nécessité d'observer des coupes en série pour savoir si l'on a sous les yeux un diverticule de l'épithélium superficiel ou une cavité kystique.

Le revêtement des cryptes et des kystes, — qui sont sans doute des cryptes dont l'orifice s'est oblitéré secondairement —, est essentiellement polymorphe. Tantôt il est fait de grosses cellules polyédriques, parfois de petits éléments lamelleux; d'autres fois encore, il existe, dans une même cavité, une bordure dont les éléments, aplatis au voisinage de la surface interne de la vésicule, s'élèvent progressivement pour acquérir, au fond de la crypte, une taille volumineuse et une forme cubique. Le fait a déjà été observé par le professeur Tourneux.

En quelque lieu qu'on le considère, l'endoderme vitellin présente d'ailleurs les particularités de structure que j'ai déjà signalées (bandelettes de fermeture, bordure en brosse, filaments basophiles, grains de sécrétion).

Il est le siège de divisions cellulaires que j'ai toujours vu s'effectuer selon le mode mitosique.

Il présente, çà et là, des éléments qui sont en voie de dégénérescence. Ces éléments, de siège variable, se reconnaissent aisément. Leur taille a diminué; le corps cellulaire est opaque et se colore énergiquement; on n'y peut décéler aucun détail de structure. Le noyau est homogène, brutalement coloré; d'autre fois, il paraît réduit à un semis de boules chromatiques, éparses dans un suc nucléaire que teignent vivement les réactifs.

Le tissu conjonctif est formé seulement de cellules étoilées, anastomosées en un réseau dont les mailles sont étroites quand les cellules sont très rapprochées les unes des autres. Ces cellules, dont le noyau est notablement plus petit que celui de l'endoderme vitellin, se divisent par karyocinèse. En maint endroit, elles paraissent faire défaut : c'est quand des bourgeons endodermiques viennent prendre contact avec le mésothélium.

Au milieu de ce tissu conjonctif court un réseau vasculaire qui présente deux grands caractères : il est formé de branches de calibre très variable (7 à 85 μ) et ces branches sont réparties sur un seul plan; cependant on observe, çà et là, des régions où les vaisseaux sont superposés sur deux plans; en ce cas, il est tout à fait exceptionnel que les deux plans vasculaires superposés soient formés de gros vaisseaux.

Sur la pièce dont je donne ici l'analyse histologique, il existe une anomalie. Au niveau du pédicule vitellin, un gros vaisseau (105 μ) s'est isolé du reste du pédicule; entouré d'une gaine conjonctive et d'un revêtement mésothélial, il court parallèlement au pédicule, arrive sur

le sac ombilical, et demeure, quelque temps, à quelque distance de lui. Puis il aborde la vésicule, et se jette dans son réseau vasculaire qu'il contribue à alimenter. Avant d'attendre la vésicule, il a émis quelques capillaires (16 à 18 μ) qui cheminent parallèlement à lui, et sont répartis sur toute sa surface.

Réduits à un endothélium quiescent ou en voie de mitose, les vaisseaux de la vésicule sont gorgés de globules sanguins qui semblent, pour la plupart, des globules rouges nucléés de première génération[1].

Sur 1 500 globules sanguins, on compte 1 456 globules rouges nucléés quiescents, 14 globules rouges en mitose et 30 globules blancs.

J'insiste sur ce détail, car cette précocité d'apparition des globules blancs n'est pas signalée par les classiques qui se sont occupés de l'histogenèse du sang humain. Ces leucocytes se rapportent aux deux grands types de globules hyalins : le lymphocyte et le mononucléaire. Exceptionnellement, on observe des mononucléaires à noyau contourné et j'ai même observé exceptionnellement des leucocytes à noyaux multiples, mais je ne puis affirmer qu'il s'agissait là de neutrophiles.

Le mésothélium est polymorphe. Tantôt polyédrique, tantôt cubique, tantôt lamelleux ; il revêt toujours la forme d'un épithélium simple. Toujours, il est revêtu d'une bordure en brosse et, de-ci, de-là, il montre des éléments en voie de prolifération par voie mitosique.

Le pédicule de la vésicule ombilicale est d'aspect variable, selon les points considérés.

A. — Irrégulièrement ovoïde, au voisinage de la vésicule, son centre est occupé par une lumière aplatie, plus ou moins festonnée. Cette lumière est bordée d'une assise épithéliale polyédrique, identique à celle qui revêt la vésicule ; par endroits, pourtant, ce revêtement est constitué par des îlots d'un épithélium, stratifié sur deux ou trois assises. Les diverticules font défaut. Le tissu conjonctif est relativement plus développé que sur la vésicule et semé de vaisseaux remarquables par leur nombre restreint et leur gros calibre. Le mésothélium est aplati, et, cela, sur toute l'étendue du pédicule.

B. — Un peu plus loin, le pédicule vitellin se rétrécit (580 μ) ; sa coupe est irrégulièrement ovoïde. Son centre est occupé par un canal étroit dont la lumière, flexueuse et très réduite, est bordée par un haut épithélium, de type prismatique simple ; ce canal est longé par quatre gros vaisseaux de 100 à 170 μ de diamètre.

C. — A mesure qu'on se rapproche de l'embryon, le pédicule s'amincit (300 μ) et sa coupe figure un triangle curviligne ; au cœur de ce cordon

1. Quelques-uns de ces globules comptent 2 ou 3 noyaux ; et j'ai vu deux fois des mitoses pluripolaires sur ceux d'entre eux qui sont en voie de division.

se trouve un tractus épithélial, affectant la forme d'un cylindre aplati, dont les éléments, ordonnés autour d'une lumière virtuelle, s'affrontent par leur pôle libre. Au pourtour de ce cordon épithélial, et parallèlement à lui, courent trois gros vaisseaux.

D. — Enfin, au voisinage de l'embryon, le pédicule s'est encore aminci. Il est réduit à un cordon conjonctif, revêtu de mésothélium. Au cœur de ce cordon, on trouve un petit nodule épithélial dont les éléments, tassés les uns contre les autres, ne présentent aucune ordonnance particulière ; ce tractus massif représente le vestige du canal vitellin. Il est flanqué de deux gros vaisseaux sanguins qui ont encore la structure de capillaires.

En résumé, les éléments qui concourent à former la vésicule ombilicale se retrouvent tous sur le pédicule; épithélium, tissu conjonctivo-vasculaire, mésothélium se continuent du sac vitellin sur le canal qui unit ce sac à l'intestin, mais tandis que le mésothélium garde partout une uniformité de structure remarquable, les autres éléments de l'organe subissent des modifications remarquables. Les vaisseaux augmentent de nombre et de calibre à mesure qu'ils se rapprochent du sac vitellin; quant à l'endoderme vitellin, il subit des modifications régressives; on voit successivement les diverticules disparaître; l'épithélium se réduire à une assise cellulaire unique; la lumière du canal s'effacer, et finalement, au voisinage de l'embryon, le canal vitellin laisse pour résidu un petit nodule épithélial massif, appelé lui-même à disparaître. Ces modifications commencent sur l'extrémité du pédicule attenante au sac vitellin; elles sont d'autant profondes qu'on se rapproche davantage de l'embryon.

Vésicule n° 10.

La vésicule que j'étudie maintenant est celle d'un embryon humain de 9 mm. Elle fut fixée dans le sublimé et me fut donnée par le Dr de Kervily.

La vésicule est un peu revenue sur elle-même; sa coupe est réniforme, son grand diamètre atteint 4 millimètres; le petit diamètre a 2 millimètres. La paroi vésiculaire, épaisse de 145 μ, porte deux régions amincies (75 μ). Sa face externe porte quelques légères saillies.

L'endoderme ombilical est tantôt simple, tantôt stratifié. Son pôle apical, convexe, porte une bordure en brosse ou un étroit plateau strié; il est encadré par des bandelettes obturantes. Le cytoplasme, individualisé par un noyau unique et parfois double, est chargé de formations polymorphes, filaires ou lamelleuses, droites ou flexueuses, isolées ou groupées en petits faisceaux, qui s'agglomèrent parfois sous forme de corpuscules globuleux ou batonnoïdes ou dessinent des capsules concentriques. Toutes ces formations peuvent se trouver réunies dans

un même élément; elles n'ont aucune localisation fixe dans un segment donné du cytoplasme; elles sont notablement plus rares que sur l'embryon de 11 millimètres.

A l'endoderme vitellin sont annexés des bourgeons pleins ou creux, massifs ou divisés à leur extrémité profonde; les bourgeons creux sont munis d'une lumière qui débouche dans la cavité vésiculaire; d'autre fois, leur lumière est close; elle est arrondie, ovoïde ou piriforme et parfois étranglée à sa partie moyenne. Les bourgeons ont la structure de l'endoderme vitellin; toutefois, les cellules qui bordent la lumière des bourgeons sont fréquemment lamelleuses; elles sont encadrées par des bandelettes obturantes, mais ne portent jamais de différenciation à leur pôle apical.

La trame conjonctive, représentée par des cellules fixes anastomosées (tissu réticulé à mailles vides), est semée de vaisseaux qui sont tous des capillaires; les capillaires sont beaucoup moins nombreux et de calibre plus réduit que sur l'embryon de 11 millimètres.

L'épithélium péritonéal est essentiellement polymorphe. Pavimenteux ou polyédrique bas, il est représenté par des éléments dépourvus d'enclaves dont le pôle apical, encadré par une bandelette obturante, est revêtu, par endroits, d'une véritable bordure en brosse.

Vésicule n° 11.

Cette vésicule d'un diamètre de 4 à 5 mm. a été fixée avec l'embryon (11 millimètres) dans mon liquide picro-acéto-formo-mercurique, vingt minutes après l'expulsion de l'œuf. J'ai donné précédemment (1908) une longue analyse de cette pièce histologique, analyse que je me borne à brièvement résumer ici.

La paroi vésiculaire d'épaisseur inégale (23 à 130 μ) est festonné à sa face interne. Sa face externe présente plusieurs reliefs (de 300 à 700 μ) qui sont dus à des vaisseaux sanguins.

L'endoderme vitellin émet des bourgeons, simples ou divisés, de forme et de taille variable. Ces bourgeons peuvent repousser l'endothélium vasculaire ou entourer, plus ou moins complètement, un vaisseau ou soulever le mésothélium. Les uns sont massifs; les autres sont creusés d'une ou de plusieurs cavités polymorphes, isolées ou intercommunicantes; ces cavités sont closes ou débouchent dans la cavité vitelline.

La cellule endodermique est caractérisée par son gros noyau nucléolé, son cytoplasme grenu parfois semé de vacuoles; ce cytoplasme est remarquable par des gros grains acidophiles, inclus parfois dans une vacuole; il présente aussi des formations filamenteuses, disposées en faisceaux ou en capsules concentriques. Mal fixées ou dégénérées, ces

formations apparaissent volumineuses, globuleuses, en coupe ou en fer de lance. Ces formations n'occupent jamais une position déterminée du corps cellulaire; elles peuvent coexister dans une même cellule, et se montrent en continuité les uns avec les autres. Ajoutons que les cellules superficielles sont revêtues d'une bordure en brosse qu'entourent des bandelettes obturantes.

Les bourgeons ont la même structure que le reste de l'endoderme vitellin; toutefois les cellules qui limitent les cavités des bourgeons creux ne présentent jamais de différenciation à leur pôle libre et, fréquemment elles sont lamelleuses.

Enfin l'endoderme ombilical présente d'énormes cellules (cellules géantes) pourvues d'un énorme noyau ou d'une série de noyaux (5 à 6).

On y remarque encore des cellules en voie de dégénérescence. Sur ces cellules, comme sur celles qui sont en mitose et que nous signalons sur une de nos pièces, on ne trouve jamais ni formations filamenteuses, basophiles, ni produits d'élaboration acidophiles.

Le tissu conjonctif a la structure du tissu réticulé à mailles vides. Il est absent partout où un bourgeon de l'endoderme vitellin vient prendre contact avec l'épithélium péritonéal.

Les capillaires sanguins sont nombreux, volumineux, et disposés sur un seul plan. Les gros vaisseaux s'observent surtout dans les régions où l'endoderme vitellin est disposé sous forme d'un épithélium simple.

Le mésothélium est polymorphe et régulièrement revêtu d'une bordure en brosse.

Vésicule n° 12.

Cette vésicule, que je dois à la très grande obligeance du professeur Ivar Broman, provient d'un embryon humain de 11 mm. que Broman a figuré dans son récent traité [1].

Cette vésicule piriforme est aplatie. Elle est rattachée à l'embryon par un pédicule filiforme long de 9 mm.

Sa paroi, d'épaisseur inégale (65 à 200 μ), est légèrement soulevée, à sa face interne, par deux plis. La surface externe de la vésicule présente plusieurs crêtes qui, comme celles de la face interne, sont déterminées par des vaisseaux. Un de ces vaisseaux court en dehors du pédicule et du sac vitellin, dans un véritable méso, avant de se ramifier dans la paroi vésiculaire. C'est la seconde fois que nous constatons cette particularité.

L'endoderme vitellin (35 à 40 μ) est simple au-dessus des vaisseaux sanguins, et stratifié partout ailleurs. Il porte des bourgeons, des diverti-

1. 1911. Broman I, *Normale und abnormale Entwicklung des Menschen*, fig. 83.

cules creux, simples ou ramifiés, et des kystes assez nombreux. Sa structure est identique à celle que nous avons trouvée sur la vésicule d'un autre embryon de 11 mm. (bandelettes de fermeture, grains albuminoïdes, protoplasme figuré sous forme de filaments ou de lames concentriques); on remarque, çà et là, des cellules géantes et des cellules dégénérées. Je me borne à noter ici un fait nouveau. Sur cette pièce fixée dans le formol, colorée par l'hématoxyline ferrique, nombre de cellules de l'endoderme sont semées de fines granulations noires. Les plus grosses de ces granulations sont d'aspect vésiculaire; leur centre est plus clair que leur périphérie. Ces granulations sont-elles des mitochondries? Je ne saurais l'affirmer sans imprudence étant donné que je ne dispose pas d'un abondant matériel qui me permette de comparer des pièces fixées dans une série de réactif (liquide de Benda, formol picrique, bichromate formolé). En tout cas, ces grains coexistaient, dans la même cellule, avec des filaments ou des lamelles d'ergastoplasme.

J'ai aussi observé sur cette pièce des aspects qui rappellent le trophosponge. Certaines cellules semblent parcourues par des lacunes allongées un peu flexueuses, sans paroi propre, qui paraissent creusées à l'emporte-pièce dans le cytoplasme. Je me borne à signaler ce fait que je serais heureux de confirmer sur un matériel très rigoureusement fixé.

Le tissu conjonctif, formé de grandes cellules étoilées, se montre parcouru par des vaisseaux, disposés sur un et parfois sur deux plans. Ces vaisseaux (70 à 180 μ) sont gorgés de globules rouges, mais on y trouve aussi quelques leucocytes (lymphocytes, mononucléaires, leucocytes à noyau contourné). Ces leucocytes sont d'ailleurs beaucoup moins abondants que dans la vésicule de l'observation VI.

Quant au mésothélium, il est aplati sur toute l'étendue de la vésicule et épais seulement de 2 à 3 μ.

Le canal vitellin, long de 9 millimètres, est revêtu d'une assise de cellules polyédriques qui repose sur une lame conjonctive mince, revêtue de mésothélium; il est encore perméable sur tout le segment situé en dehors de l'embryon, segment que j'ai débité en coupes sériées.

Vésicule n° 13.

Cette pièce que je dois à l'obligeance de mon collègue et ami Lecène provient d'une femme opérée d'un cancer du rectum. Les adhérences du rectum et du corps utérin étaient telles que le chirurgien dut se résoudre à pratiquer une hystérectomie subtotale. En incisant l'utérus, qui paraissait un peu gros, Lecène constata la présence d'un œuf qu'il m'envoya, sans l'ouvrir, deux heures après l'opération; la pièce a été fixée

dans mon liquide acéto-picro-formo-mercurique. Elle contenait un embryon de 13 millimètres dont la vésicule globuleuse avait un diamètre de 5 mm. 4.

La paroi de la vésicule, d'inégale épaisseur comme ses pareilles (75 μ à 300 μ), porte, à sa face externe, des saillies déterminées par les gros vaisseaux qui cheminent dans la vésicule. L'une de ces saillies présente, à côté du vaisseau, un volumineux bourgeon émané de l'endoderme vitellin.

Cet endoderme est stratifié sur deux ou plusieurs couches, et cela, sur presque toute l'étendue de la vésicule; à lui seul, il constitue la majeure partie de la paroi vésiculaire, tant il est développé. Il émet des bourgeons pleins, et il porte des diverticules creux qui sont clos ou qui communiquent avec la cavité vitelline. Ces diverticules, au nombre de 40 à 45 sur chaque coupe, sont irrégulièrement contournés; quelques-uns sont coupés trois ou quatre fois; ils sont bordés d'un épithélium simple ou stratifié; les deux modalités de l'épithélium peuvent se trouver réunies sur une même crypte.

Tous les détails que nous avons déjà relevés sur l'endoderme vitellin se retrouvent sur cette vésicule avec une parfaite netteté (bandelettes de fermeture et brosse du pôle libre; lamelles concentriques, filaments droits ou flexueux, isolés ou en faisceaux; on trouve aussi de nombreuses cellules dégénérées, mais je n'ai pas vu, sur cette pièce, l'endoderme vitellin proliférer par voie mitosique.

Autant est développé l'épithélium qui, presque partout entre en contact avec le mésothélium, autant est rare le tissu conjonctif. Encore n'est-il bien visible qu'au pourtour des gros vaisseaux qui soulèvent le mésothélium, sur la surface externe du sac ombilical. Et il se montre, là, réduit à quelques cellules fixes étoilées et anastomosées.

Les vaisseaux, assez rares (13 à 15 par coupe), atteignent 65 à 85 μ de diamètre. Ils passent parfois dans un tunnel, creusé dans l'endoderme ombilical. Ils contiennent des globules rouges anucléés volumineux (12 μ) (hématies de 1re génération) et surtout des hématies nucléées de 2e génération (8 μ). Quelques-unes de ces hématies sont en mitose. J'ai été très étonnné de ne trouver que de très rares globules blancs dans ces vaisseaux, alors que ces globules étaient très abondants sur une vésicule notablement plus jeune (vésicule VI).

Le mésothélium, serti par des bandelettes de fermeture, affecte la forme d'un épithélium pavimenteux ou cubique, selon les points considérés. En certains points, le mésothélium paraît formé de hautes cellules polyédriques, espacées les unes des autres; mais j'ai tout lieu de croire que cette disposition est un artefact déterminé par la fixation.

Vésicule n° 14.

La pièce dont il s'agit maintenant provient d'une grossesse tubaire opérée en 1898 par Pollaillon; elle a été étudiée, par Couvelaire, dans sa thèse de doctorat, et notre excellent collègue a bien voulu nous confier ses préparations pour examiner la vésicule ombilicale de cet embryon de 35 mm.

La pièce que nous avons sous les yeux est occupée, en son centre, par une large cavité arrondie, la cavité amniotique; l'embryon coupé au niveau de la région céphalique, est rejeté excentriquement. En dehors de la paroi amniotique, épaisse de 70 μ, et comprimée entre elle et le chorion, épais de 150 μ, s'étale une vésicule aplatie longue de 4 mm. 9, large de 750 μ : c'est la vésicule ombilicale.

Cette vésicule qui porte, à sa face externe, quelques saillies d'origine vasculaire, est d'épaisseur irrégulière, sa paroi tournée vers l'amnios est relativement épaisse (85 à 690 μ); sa paroi accolée au chorion est beaucoup plus mince (52 à 150 μ); sa lumière aplatie, très réduite, tombe en certains points à 25 μ.

L'endoderme vitellin (25 à 27 μ) est polyédrique; il est simple ou stratifié selon les points considérés; des bourgeons pleins ou creux et des cavités d'apparence kystique (145 μ) lui sont annexés, mais faute de coupes sériées, il nous est impossible de préciser la morphologie de ces diverses formations qui, en majeure partie, occupent la paroi amniotique de la vésicule.

Des vaisseaux sanguins courent dans le tissu conjonctif de la vésicule; ce tissu, dont les noyaux sont très serrés les uns contre les autres, paraît dépourvu de fibres conjonctives.

Quant au mésothélium, il est cubique (12 à 14 μ) ou aplati, et disposé, comme toujours, sur une seule assise.

Vésicule n° 15.

Cette vésicule, d'un fœtus à terme, recueillie à Beaudelocque par le Dr Cazeaux (n° 2036 du registre de 1907), est régulièrement arrondie et d'un diamètre de 4 mm.

Sa paroi garde une épaisseur sensiblement identique (95 à 110 μ) sur toute son étendue; sa surface interne est lisse et régulière; sur sa surface externe se dresse une unique saillie déterminée par la présence d'un vaisseau de 70 μ qu'entoure un épais fourreau de tissu conjonctif. A ce niveau, la paroi de la vésicule atteint 250 μ.

L'endoderme vitellin, est disposé sur un ou deux rangs; ses éléments cubiques n'ont que 10 à 13 μ de diamètre. Par endroits, l'endoderme

envoie de nombreux bourgeons pleins, qui s'avancent jusqu'au contact du mésothélium; les diverticules creux sont rares et en petit nombre (7 à 10) sur chaque coupe.

Le tissu conjonctif est peu développé et encore très lâche. Il est semé de vaisseaux dont la taille ne dépasse pas 70 μ. Ces vaisseaux sont gorgés d'hématies nucléées.

A la surface de la vésicule s'étale, comme un vernis, le mésothélium qui, sur cette pièce, est aplati et épais seulement de 5 μ.

En somme le fait le plus remarquable que présente cette vésicule, c'est la transformation des diverticules creux en bourgeons pleins.

Vésicule n° 16.

La vésicule qui nous occupe nous fut envoyée au laboratoire, sans indication. Elle a un diamètre de 2 mm. 1/2. Ses deux surfaces, l'interne et l'externe, sont assez régulières; l'externe porte une seule saillie formée de tissu conjonctif.

La paroi vésiculaire est d'épaisseur très inégale : elle varie de 17 μ à 290 μ.

Elle est revêtue sur sa face cavitaire d'un épithélium.

Sur une grande partie de la vésicule, il s'agit d'un épithélium simple, aplati; sur le reste du sac ombilical, l'endoderme vitellin est stratifié et formé de deux ou trois couches d'éléments polyédriques. Il simule une bande épaisse, vivement colorée, à bords à peu près parallèles. Par endroits, cette bande se prolonge par des bourgeons, dans le tissu conjonctif sous-jacent.

Les cellules endodermiques présentent tous les caractères que nous leur connaissons. Toutes sont nettement individualisées, munies d'un noyau nucléolé, le plus souvent unique, et souvent d'un noyau en pycnose; leur cytoplasme ne porte plus de filaments basophiles et n'élabore plus de grains de sécrétion. Quant aux cellules superficielles, leur pôle apical demeure entouré d'une bandelette de fermeture.

Les bourgeons qu'émet l'endoderme vitellin sont tous, sans exception, des bourgeons pleins. Leurs éléments polyédriques, encore nettement limités pour la plupart, sont d'une remarquable transparence. Les noyaux sont tous en voie de dégénérescence : tantôt le noyau simule un bloc de chromatine, brutalement coloré en masse par l'hématoxyline; tantôt la chromatine est réduite à l'état de boules arrondies et ces boules sont disséminées dans le champ nucléaire, ou rassemblées contre la membrane du noyau où elles simulent un cercle, un croissant; parfois elles s'accumulent à l'une ou à chacune des deux extrémités du noyau. Le cytoplasma ne se colore plus, et certains éléments, dont le

noyau se trouve refoulé contre la membrane cellulaire, en imposent presque pour de véritables cellules adipeuses.

Le tissu conjonctif est formé de cellules fixes, anastomosées en un réseau lâche. Par endroits, ce réseau se serre, au voisinage de l'endoderme vitellin et s'oriente parallèlement à la surface interne de la vésicule.

Dans ce tissu conjonctif cheminent des vaisseaux de 30 μ, en nombre beaucoup plus restreint (5 à 6) que sur les vésicules précédemment étudiées. Ces vaisseaux sont gorgés de globules blancs et rouges; la plupart de ces globules sont nucléés et quelques-uns d'entre eux se divisent par voie mitosique.

Quant au mésothélium, il est aplati presque partout.

Deux gros vaisseaux anormaux, l'un de 50 μ, l'autre de 44 μ, cheminent en dehors de la paroi vésiculaire, à distance l'un de l'autre, avant de se jeter dans le réseau de Wolff. Ils sont, l'un et l'autre, engainés dans une masse de tissu conjonctif revêtue d'un mésothélium de forme cubique.

Retenons donc de cette pièce : 1° l'état de l'épithélium, 2° la dégénérescence des bourgeons pleins ; 3° la condensation du tissu conjonctif au voisinage de l'épithélium ; 4° la rareté et le faible calibre des vaisseaux sanguins.

Vésicule n° 17.

Cette vésicule recueillie à Beaudolocque par le Dr Cazeaux en 1908 et inscrite sur le registre de la clinique sous le n° 1183 a un diamètre de 4 mm. Elle provient d'un embryon de 23 millimètres, fixé dans le liquide de Gilson.

Sa paroi est d'épaisseur très inégale. En un point elle n'a que 40 μ; en un autre point, voisin du premier, elle atteint 285 μ.

De ses deux surfaces, l'interne est assez régulière; l'externe, au contraire, dessine une série de festons, et ce sont les vaisseaux qui, d'ordinaire, provoquent la formation de ces festons.

L'endoderme ombilical est, presque partout, stratifié sur trois rangs; il dessine une bande continue, à bords sensiblement parallèles, sur la majeure partie de la vésicule.

Cette bande, épaisse de 85 à 90 μ, repose sur le tissu conjonctif par une surface régulière; elle est massive; elle n'émet ni bourgeons pleins, ni diverticules creux.

Sur un territoire très restreint, l'épithélium est plus épais encore (130 à 135 μ), et compte quatre ou cinq assises. Sa face profonde s'accole tantôt au mésothélium, tantôt à des vaisseaux. En ce dernier cas, les vaisseaux soulèvent la face profonde de l'endoderme, et se comportent

comme les papilles du derme à l'égard de l'assise basilaire de l'épiderme. L'endoderme paraît alors hérissé de quelques bourgeons pleins; la cavité vésiculaire se prolonge, au cœur de deux de ces bourgeons, sous la forme d'une étroite lumière.

Enfin, sur une étendue de 400 μ, l'épithélium est disposé sur une seule couche.

Quelque aspect que revête l'épidoderme vitellin, sa structure ne varie point. Elle est identique à celle que nous avons précédemment étudiée à cette différence près, insignifiante d'ailleurs, que le pôle apical des cellules superficielles est assez régulièrement convexe.

Le tissu conjonctif est uniquement formé d'éléments dont les noyaux sont si serrés qu'ils viennent presque au contact les uns des autres; ils sont si serrés qu'ils ne permettent pas d'étudier les caractères du cytoplasme. Sur une surface carrée de 40 μ de côté, on compte plus de 50 noyaux, arrondis ou ovoïdes, de 5 à 8 μ de diamètre.

Les vaisseaux, au nombre d'une quarantaine sur chaque coupe, sont de calibre très variable (35 à 120 μ); ils sont disposés sur un seul plan. On ne trouve qu'un point dans nos préparations où il existe deux vaisseaux superposés.

Le mésothélium est aplati ou cubique, selon les points considérés.

Vésicule n° 18.

Cette vésicule qui provient d'un embryon de 5 c. 5, atteint un diamètre maximum de 3 mm. 6; sa paroi présente des variations d'épaisseur considérables (20 μ à 216 μ); au voisinage du pédicule, la paroi vésiculaire est plus épaisse encore, mais ses variations d'épaisseur sont moins étendues (66 à 433 μ).

L'endoderme vitellin est en régression. C'est une bande qui, par une surface assez régulièrement courbe, s'applique sur le tissu conjonctif sous-jacent, comme l'épiderme sur un derme planiforme. Mais cet endoderme qui n'émet *ni bourgeons pleins*, *ni diverticules creux*, n'a pas partout la même épaisseur. Réduit par places à une seule assise cellulaire, représenté ailleurs par deux, trois, ou quatre assises d'éléments, il se caractérise essentiellement par l'irrégularité de ses cellules. Là où il est simple, ses éléments sont aplatis, ou cubiques, ou renflés en dôme à la façon des cellules épitrichiales; là où il est stratifié, il présente un polymorphisme qui défie toute description : ses éléments de forme et de taille irrégulière se superposent irrégulièrement, sans qu'une forme donnée occupe plus spécialement un siège donné, comme le fait s'observe, d'ordinaire, dans les épithéliums stratifiés.

Nombre de ces cellules d'ailleurs sont en voie de dégénérescence; les

unes sont tombées dans la cavité vésiculaire; celles qui sont demeurées en place présentent souvent des noyaux anguleux et pycnotiques et un corps cellulaire vacuolaire ou chargé de granulations colorables par l'hématoxyline ferrique.

Le tissu conjonctif est largement représenté; tantôt il est formé de cellules étoilées, pressées les unes contre les autres; ailleurs, la zone de tissu conjonctif sous-jacente à l'épithélium, s'est déjà transformée en tissu fibreux, caractérisé par la présence de fibres conjonctives, orientées parallèlement à la surface interne de la vésicule et par des cellules clairsemées dont les noyaux seuls sont parfois visibles. Nulle part l'orcéine ne décèle de fibres élastiques dans cette zone de tissu conjonctif dense que n'irrigue aucun vaisseau sanguin.

Les vaisseaux sont relégués dans la moitié externe de la paroi vésiculaire. Notablement plus petits (60 μ au maximum), notablement plus rares (19 sur le corps de la vésicule, 9 sur le segment du sac ombilical voisin du pédicule) que sur la vésicule de l'embryon de 11 millimètres, ils sont entourés de cellules conjonctives, qui s'ordonnent autour d'eux en bagues concentriques. Les éléments qui les remplissent sont, pour la plupart, des globules rouges anucléés.

Quant au mésothélium, il est aplati sur toute la surface de la vésicule ombilicale.

Vésicule n° 19.

La pièce n° 19 provient d'une grossesse tubaire, opérée par notre collègue et ami Couvelaire; elle a été fixée *in toto* dans le formol à 5 p. 100; l'embryon, dont la taille atteignait 2 cm., était en parfait état de conservation.

Comprimée entre le chorion (150 μ) et l'amnios (50 μ), longue de 1 mm. 2, épaisse de 380 μ, la vésicule se montre formée d'une capsule fibreuse de 60 à 70 μ qui la circonscrit de toutes parts. Cette capsule dont la face externe est lisse, émet par sa face profonde quelques cloisons courtes et épaisses qui pénètrent dans un noyau central, formé d'éléments cellulaires, groupés en amas irréguliers. Ces éléments sont profondément dégénérés; leurs noyaux ont disparu pour la plupart, et, de la cellule, il ne reste que des détritus granuleux.

En somme, il s'agit là d'une vésicule en voie de régression très avancée; la cavité vitelline a disparu; les vaisseaux font totalement défaut, et peut-être le siège anormal de cette grossesse constitue-t-il un facteur capable de précipiter les phénomènes de l'involution[1].

1. Je viens de recevoir de mon collègue Latayet, que je suis heureux de remercier ici, deux nouvelles vésicules. L'une d'entre elles est d'aspect absolument comparable à notre vésicule n° 19.

Vésicule n° 20.

Cette vésicule de fœtus à terme a été recueillie par mon collègue et ami Lequeux.

Longue de 3 mm. 4, épaisse de 0 mm. 612, elle siège dans le tissu conjonctif qui résulte de la fusion du mésoderme chorial et du mésoderme amniotique.

On lui distingue une capsule fibreuse et un noyau central.

La capsule, d'épaisseur inégale (25 à 170 μ), présente une face externe, lisse, nettement séparée du mésoderne ambiant par une zone de tissu conjonctif lâche. Sa face interne est irrégulièrement festonnée. Cette capsule fibreuse est semée de noyaux rares et de taille exiguë, et de quelques amas calcaires qui sont rares, petits et irréguliers. Au niveau de l'une des extrémités de la vésicule, la capsule émet par sa face interne quelques prolongements très courts qui pénètrent à la périphérie du nodule central.

Ce nodule est essentiellement constitué par les sels calcaires. Il est grenu. Et ses grains se colorent en violet après l'usage de l'hématoxyline de Bœhmer, en noir après l'usage de l'hématoxyline ferrique.

Vésicule n° 21.

Cette vésicule que je dois à mon collègue Lequeux provient d'un fœtus à terme.

Longue de 1 mm. 905, large de 605 μ, elle est ovoïde et l'on peut lui distinguer une écorce fibreuse et un nodule central.

L'écorce fibreuse est épaisse de 110 à 115 μ; sa surface externe, un peu festonnée, est régulièrement revêtue de noyaux, assez distants les uns des autres, qui sont peut-être les restes du mésothélium. Sa surface interne, un peu inégale, entoure le nodule central et se fusionne avec lui au niveau de l'une des extrémités de la vésicule, si bien que, là, la distinction des deux zones de l'organe est difficile, d'autant qu'à ce niveau, la capsule est semée d'amas calcaires, très petits, mais très nombreux. La capsule est formée d'un tissu fibreux, moins dense par places que dans la majeure partie de l'organe; elle est semée de noyaux d'orientation variable.

Quant au nodule central, c'est un amas irrégulier (120 à 140 μ d'épaisseur) formé d'un tissu conjonctif, plus ou moins dense selon les points considérés, semé de quelques vacuoles arrondies et bourré de granulations calcaires.

Vésicule n° 22.

Cette vésicule que je dois, comme les deux précédentes, à mon collègue Lequeux provient d'un fœtus à terme.

Longue de 1 mm. 5, large de 0 mm. 38, elle présente le maximum de complication qu'on puisse observer sur une vésicule à terme.

La capsule fibreuse est d'épaisseur inégale (17 à 60 μ). Elle se distingue aisément du mésoderme périphérique de texture beaucoup moins serrée. Elle est semée de quelques noyaux et des amas calcaires, rares et petits, s'y montrent, irrégulièrement disséminés.

Une zone calcifiée, d'épaisseur inégale (11 à 170 μ) succède à la capsule. Continue sur toute son étendue elle dessine une série de festons arrondis. Sa surface externe présente une série d'encoches irrégulières et courtes où se logent les prolongements de la capsule fibreuse; sa surface interne est appliquée contre le nodule fibreux qui forme le centre de figure de la vésicule.

Le nodule central présente un contour déchiqueté. Mince (25 μ) là où la coque fibreuse est épaisse, épais (200 μ) là où la capsule est mince, il est formé de tissu fibreux; les noyaux y sont rares; les fibres collagènes sont orientées parallèlement à la surface amniotique et écartées, çà et là, les unes des autres par de petits amas calcaires.

Vésicule n° 23.

Cette vésicule qui m'a été très obligeamment envoyée par mon collègue et ami J. Potocki provient d'une grossesse à terme.

Arrondie et aplatie comme une lentille, blanche et dure comme un éclat de porcelaine, cette vésicule, comprimée entre le chorion et l'amnios, mesure, sur les coupes fixées, 4 mm. 5 de longueur et son épaisseur atteint 650 μ.

On peut lui distinguer trois zones.

1° La zone périphérique est une capsule fibreuse (35 à 220 μ); sa face externe est lisse; sa face interne se prolonge par une série de cloisons, étroites ou larges, indivises ou ramifiées, qui circonscrivent des loges irrégulières; ces cloisons se fusionnent avec le noyau central de la vésicule. La zone fibreuse est essentiellement formée de faisceaux conjonctifs, orientés parallèlement à la surface externe de la vésicule; les noyaux qu'on y trouve sont petits et clairsemés.

2° La zone moyenne est constituée par des nodules calcifiés; ces nodules dont la forme défie toute description, dont la taille est éminemment variable, sont séparés les uns des autres par les prolongements émanés de la capsule fibreuse. Ils sont représentés par un semis de

granulations calculaires, criblés de vacuoles arrondies, de taille inégale. C'est à peine si, de loin en loin, on trouve, au centre d'une vacuole un noyau cellulaire dégénéré, qui marque sans doute la place d'un élément dégénéré.

3° La zone centrale de la vésicule est occupée par une plage fibreuse semée de rares noyaux. Cette plage s'est développée au lieu et place de la cavité vitelline Par endroits, sur ses faces et à ses extrémités, cette



Fig. 6, 7, 8, 9. — Coupes, à un même grossissement, des vésicules 19, 22, 21 et 23. (Faible grossissement.)

plage, au lieu de rester dense et compacte, se dissocie; ses faisceaux constituants s'écartent, deviennent onduleux pour se continuer avec les cloisons émanées de la capsule fibreuse.

Au terme de la grossesse, la vésicule a donc perdu sa lumière, son épithélium, ses glandes et ses vaisseaux. Elle est réduite à son tissu conjonctif. Ce tissu constitue à la périphérie une capsule fibreuse; au centre de l'organe un nodule de tissu conjonctif dense s'est développé; la capsule est réunie au nodule central par une série de cloisons irrégulières; ces cloisons circonscrivent des logettes qu'occupent des amas de sels calcaires.

Vésicule n° 24.

Cette vésicule m'a été donnée par le Dr de Kervilly. A la taille près, elle est identique à la vésicule que nous venons d'étudier. Capsule fibreuse, dont la face interne présente des travées anastomosées, zone

moyenne calcifiée, noyau fibreux central la caractérisent. Une description plus longue est inutile : elle serait une répétition de la description de la vésicule n° 23.

Explication des planches.

Lettres communes à toutes les planches.

BP, bourgeon plein.
CC, corps en cocon.
CF, capsule fibreuse.
Cl F, cloison fibreuse.
CV, canal vitellin.
D, diverticule creux.
E, endoderme vitellin.
E*m*, embryon.
E*n*, enclave acidophile.
FB, formations basophiles (filaments et lamelles).
K, kyste.
M, mésothélium.
NF, nodule fibreux central.
P*l*, placenta.
TC, tissu conjonctif.
V, vacuoles.
VS, vaisseaux sanguins.
VO, vésicule ombilicale.
ZC, zone calcifiée

Planche I.

Fig. 1. — Coupe d'ensemble de la vésicule n° 2 (faible grossissement).

Fig. 2. — Paroi de la vésicule n° 2 (fort grossissement).

Fig. 3. — Coupe d'ensemble d'un œuf humain avec la vésicule (pièce n° 4).

Fig. 4. — Mésothélium cubique, avec sa brosse et ses bandelettes de fermeture (vésicule n° 5).

Fig. 5. — Coupe du pédicule de la vésicule ombilicale n° 9 avec le canal vitellin et les vaisseaux qui le longent.

Fig. 6. — Bourgeon de l'endoderme vitellin en voie de dégénérescence (vésicule n° 16).

Fig. 7. — Bourgeon de l'endoderme vitellin à un stade plus avancé de dégénérescence (vésicule n° 16).

Planche II.

Fig. 8. — Paroi de la vésicule ombilicale de la vésicule n° 11. L'endoderme vitellin est simple au-dessus des vaisseaux sanguins.

Fig. 9. — Paroi de la vésicule ombilicale n° 11 là où l'endoderme présente des bourgeons pleins, des diverticules et des kystes.

Fig. 10. — Tissu conjonctif de la vésicule n° 9 avec une cellule conjonctive en mitose M et une cellule de l'endothélium vasculaire également en mitose (M').

Fig. 11. — Pédicule vitellin de la vésicule n° 9 au voisinage de l'embryon. Le canal vitellin est représenté par un nodule épithélial plein.

Fig. 12. — Paroi da la vésicule n° 17.

Fig. 13. — Paroi de la vésicule n° 18.

Fig. 14. — Coupe intéressant toute l'épaisseur de la vésicule n° 23.

PLANCHE III.

Fig. 15. — Cellule binuclée de l'endoderme vitellin, avec fibrilles ou lamelles basales (vésicule n° 9).

Fig. 16. — Cellule de l'endoderme vitellin avec fibrilles latérales et enclaves acidophiles comprises ou non dans une vacuole (vésicule n° 9).

Fig. 17 et 17'. — Deux coupes successives d'une cellule de l'endoderme vitellin avec vacuoles, enclaves et fibrilles disposées horizontalement au pôle apical de la cellule (vésicule n° 13).

Fig. 18. — Cellule de l'endoderme vitellin avec fibrilles basophiles disposées verticalement au pôle apical de la cellule (vésicule n° 13).

Fig. 19. — Cellule de l'endoderme vitellin avec deux faisceaux de fibrilles basophiles onduleuses et un corps en cocon en continuité avec l'un de ces faisceaux (vésicule n° 11).

Fig. 20. — Les formations basophiles sont les unes profondes et juxtanucléaires, les autres superficielles et disséminées près du pôle apical (vésicule n° 10).

Fig. 21 et 22. — Cellules de l'endoderme vitellin avec formations basophiles disséminées dans toute l'étendue du cytoplasme (vésicule n° 13).

Fig. 23. — Cellules avec fibrilles et granules colorés en noir par l'hématoxyline ferrique (mitochondries ?) (vésicule n° 9).

Fig. 24 à 29. — Cellules de l'endoderme vitellin en voie de mitose.

Fig. 30 à 33. — Cellules géantes uninucléées de l'endoderme vitellin (vésicule n° 11).

Fig. 34 et 35. — Cellules de l'endoderme vitellin en voie de dégénérescence (vésicule n° 11).

Fig. 36. — Cellules superficielles de l'endoderme vitellin avec bandelettes de fermeture et cils serrés (vésicule n° 5).

Fig. 37, 37'. — Mêmes éléments avec poils courts (vésicule n° 9).

Fig. 38. — Hématie nucléée (vésicule n° 6).

Fig. 39. — Hématie nucléée à noyau pycnotique.

Fig. 40. — Hématie anucléée (de 1re génération ?).

Fig. 41. — Hématie nucléée à 2 noyaux.

Fig. 42. — Hématie nucléée à 3 noyaux.

Fig. 43. — Petite hématie anucléée (de 2e génération ?).

Fig. 44 à 47. — Mitoses des hématies nucléées.

Fig. 48 à 55. — Divers types de globules blancs contenus dans les vaisseaux de la vésicule n° 9 et dessinés au même grossissement.

(*Laboratoire d'Histologie de la Faculté de Médecine de Paris.*)

Les Leucocytes du Caméléon

Chamæleo vulgaris L.

Par E. Max KOLLMANN

Dans un travail récent [1], j'ai décrit assez longuement l'évolution des leucocytes granulés des Reptiles et des Oiseaux ; mais je n'avais pas eu l'occasion d'examiner ni le sang ni la moelle osseuse du Caméléon. J'ai reçu récemment de Tunisie un certain nombre de ces animaux, et je me suis empressé de compléter mes précédentes observations. Les leucocytes granuleux du Caméléon semblent, au premier abord, différer quelque peu au point de vue de leur évolution de ceux des Oiseaux et des autres Reptiles. Mais il n'en est rien et une observation attentive montre que la règle générale s'applique ici encore. Néanmoins, comme une fausse interprétation semble particulièrement facile dans ce cas particulier, je crois utile de décrire d'une manière précise l'évolution des leucocytes du Caméléon, ne fût-ce que pour montrer une fois de plus la généralité de quelques faits avancés dans mon premier mémoire.

Historique.

Je ne connais qu'une seule mention bibliographique des leucocytes du Caméléon. Werzberg[2] a étudié quelques préparations de sang. L'aspect seul de ses figures (Pl. III, fig. 1-13) suffit pour indi-

1. Observations sur l'évolution des leucocytes granuleux des Reptiles et des Oiseaux, *Ann. Sc. nat. Zool.*, sér. 9, t. XV, 1912.
2. Studien zur vergleichenden Hæmozytologie einiger poikilothermer Vertebraten, *Fol. Hæmat.*, Bd. XI, 1911.

quer qu'il n'a vu que des éléments altérés. Néammoins, il a assez exactement reconnu les formes cellulaires suivantes :

1° *Petits lymphocytes.*

2° *Lymphocytes leucocytoïdes.* — Ces derniers dérivent des précédents. Les uns et les autres ont un cytoplasma fortement basophile.

3° *Grands lymphocytes*, de taille variable, prenant fréquemment le type leucocytoïde, c'est-à-dire acquérant un noyau en forme de rein ou de bissac, plongé dans un cytoplasma relativement bien développé, quoique toujours assez fortement basophile.

4° *Des formes de passage* entre les éléments précédents et les suivants ; ces types intermédiaires ont l'apparence de gros lymphocytes leucocytoïdes ; le cytoplasma, assez développé, est nettement basophile sur le pourtour, tandis qu'au centre, plus ou moins près du noyau, se dessine une aire oxyphile à bords indistincts ; c'est en ce point que se formeront plus tard les granulations acidophiles.

5° *Eosinophiles.* — Ces derniers ressemblent aux grands lymphocytes mononucléaires et aux grands lymphocytes leucocytoïdes. Certains d'entre eux sont de très grande taille et peuvent même dépasser les globules rouges. Le noyau est variable : simple, en bissac, polymorphe ou multiple, mais toujours vésiculeux, comme on le constate dans les lympholeucocytes. Le cytoplasme reste longtemps nettement basophile ; les granulations (ou plutôt les *cristalloïdes*) sont alors peu nombreuses et disposées comme les rayons d'une sphère. Plus tard, le noyau devient polymorphe et le cytoplasme perd presque complètement sa basophilie, tandis que les granulations se répandent dans le corps cellulaire.

6° Enfin, des *Mastzellen* du type lymphocytiforme se rencontrent en petit nombre dans le plasma sanguin.

Tous ces détails ont été décrits d'après quelques préparations fixées par un mélange à parties égales d'alcool éthylique et d'alcool méthylique et colorées par la méthode du bleu de méthylène-éosine.

Comme je l'ai déjà remarqué, tous ces éléments étaient altérés.

Description des leucocytes du Caméléon.

Je ne me suis pas borné à l'examen du sang et j'ai étudié également la moelle osseuse. Celle-ci est très peu abondante; néanmoins, il est facile d'en obtenir d'excellents frottis en détachant avec les ciseaux l'épiphyse d'un os long et en l'exprimant sur une lame. La diaphyse ne contient que de la moelle graisseuse. Les frottis doivent être fixés avec la plus grande rapidité possible, afin d'éviter l'altération par dessiccation. Je me suis servi du Zenker sans acide acétique, et j'ai coloré par les méthodes hématologiques usuelles.

J'ai rencontré dans la moelle les éléments suivants :

1° *Mastzellen*; type histiogène et type lymphocytiforme. Werzberg ne signale que la seconde espèce; mais il est possible que nous n'ayons pas étudié la même espèce de Caméléon.

2° *Lymphocytes* (Pl. XX, fig. 1-5). — Ils sont extrêmement nombreux dans la moelle. D'après la nomenclature courante, nous pourrions distinguer de petits lymphocytes et de grands lymphocytes, mais ces deux types qui sont assez différents de taille (du simple au quadruple) sont reliés par tous les intermédiaires possibles, de telle sorte qu'il nous est impossible de distinguer deux types distincts. Les grands lymphocytes (fig. 4-5) sont d'ailleurs les plus nombreux dans la moelle osseuse.

Tous d'ailleurs ont exactement la même structure. Le noyau est parfaitement sphérique, vésiculeux, pauvre en chromatine qui est principalement répartie sur la face interne de la membrane. Un réseau chromatique délicat mais très ténu occupe la cavité du noyau, et présente en un ou deux de ses nœuds un épaississement irrégulier assez volumineux. Cet épaississement renferme un nucléole sphérique.

Cette assez singulière position du nucléole a été figurée et décrite par Dantschakoff[1] chez les Oiseaux, et signalée par moi chez

1. Untersuchungen über die Entwickelung der Blut und Bindegewebes bei den Vögeln, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXIII, 1908.

Ueber die Entwickelung der Knochenmarks bei den Vögeln und über dessen Veranderungen bei Blutentziehungen, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXIV, 1909.

les mêmes animaux et chez les Reptiles. Le cytoplasme relativement bien développé, surtout dans les grands lymphocytes, est fortement basophile. Je n'y ai jamais rencontré de grains de Kürloff, fait assez singulier, car, comme nous le verrons plus loin, il existe des formations de ce genre dans les acidophiles. Les grains azur m'ont paru également assez peu répandus.

Les lymphocytes peuvent subir une certaine évolution. Le noyau peut devenir plus ou moins réniforme, ou même prendre une forme d'haltère (fig. 5); il peut même se diviser en plusieurs lobes plus ou moins irréguliers; d'ailleurs, il ne change pas de structure et conserve intacts ses nucléoles. En général, le cytoplasme augmente un peu de volume et devient légèrement moins basophile, en même temps que le noyau se modifie. Mais il ne semble pas qu'il y ait une corrélation nécessaire entre ces deux ordres de phénomènes qui ne semblent pas toujours se produire synchroniquement.

Dans ces lymphocytes ainsi modifiés on reconnaîtra les « lymphocytes leucocytoïdes » de Pappenheim et de Werzberg.

Remarquons expressément que le type leucocytoïde peut être acquis par les lymphocytes de toute taille (fig. 5 et 6), et qu'il n'y a par conséquent, au moins à ce point de vue, aucune distinction à établir entre un « petit » et un « grand lymphocyte ».

3° *Mononucléaires* (fig. 7, 8, 9). — Selon la terminologie classique, nous devons ranger dans ce groupe tous les leucocytes à noyau sphérique ou au moins très peu déformé et à cytoplasma abondant, légèrement basophile. Ce sont, en partie au moins, les *lympholeucocytes* de Pappenheim et de Werzberg. Chez le Caméléon les éléments qui peuvent rentrer dans cette catégorie sont assez nombreux et quelque peu variables sous le rapport de la taille et des caractères généraux.

Certains d'entre eux ont un gros noyau sphérique parfaitement identique à celui des lymphocytes; le cytoplasma est très développé et légèrement basophile.

Chez d'autres, le noyau a pris une forme en bissac ou même est devenu polymorphe. Par ailleurs, rien dans sa structure n'a changé; il conserve son nucléole. Le cytoplasme est faiblement basophile.

Quelques-uns possèdent un noyau sphérique mais où le réseau

commence à s'épaissir et d'où le nucléole a complètement disparu.

Chez d'autres enfin, le noyau est devenu polymorphe ou même multiple, le réseau chromatique est partiellement ou complètement condensé, il n'y a plus de nucléole, et le corps cellulaire, assez développé, est encore assez nettement basophile (fig. 9).

Il convient de remarquer que la basophilie des éléments que nous venons de décrire est toujours moindre que celle des lymphocytes. Et c'est là le seul caractère qui nous permette de les différencier. Il semble bien évident que ceux-ci descendent de ceux-là, et à ce sujet il convient de remarquer que les mononucléaires varient beaucoup de taille, *comme les lymphocytes eux-mêmes*. Très évidemment, toutes les formes de lymphocytes peuvent se transformer en mononucléaires.

Pas plus que les lymphocytes, les mononucléaires ne sont riches en grains azur : ceux-ci ne s'y rencontrent en somme que très irrégulièrement.

4° *Éléments granulés* (fig. 10-14). — Ces derniers éléments sont très nombreux dans la moelle; et on en peut distinguer un certain nombre de variétés, dont la considération présente quelque intérêt.

a. Certains sont de petite taille, de l'ordre de grandeur des petits lymphocytes, dont sans aucun doute ils descendent (fig. 11). Le noyau est resté sphérique, mais il a perdu son nucléole, et sa chromatine s'est répartie en nombreux grumeaux. Le cytoplasme peu abondant, légèrement basophile, renferme d'assez nombreuses granulations sphériques acidophiles.

b. Un second type (fig. 12), très abondamment représenté, est constitué par des éléments tout à fait identiques quant au noyau à de grands lymphocytes, mais à cytoplasme sensiblement moins basophile. Très fréquemment, le nombre des granulations contenues dans ces éléments est assez faible.

c. D'autres granulocytes possèdent, au contraire des précédents, un protoplasme presque parfaitement acidophile et renfermant un plus ou moins grand nombre de granulations; mais leur noyau est d'apparence assez variable : parfois, il est parfaitement sphérique (fig. 14), dépourvu de nucléole et la chromatine y est distribuée

en un assez grand nombre de gros karyosomes irréguliers; d'autres fois, ce noyau peut prendre la forme d'un rein ou d'une haltère (fig. 13); enfin, au maximum de différenciation, ce noyau s'est partagé en un certain nombre de masses réunies par des ponts étroits (polymorphe) ou même complètement indépendants (polynucléaire). L'état d'évolution le plus avancé semble représenté par des éléments polynucléaires, à cytoplasma parfaitement acidophile bourré de granulations également acidophiles.

Granulations. — Signalons tout d'abord la présence presque constante, ou au moins très fréquente, dans les éléments granulés du Caméléon, d'inclusions qui me semblent assez analogues aux *grains de Kürloff* (fig. 7). Leur nombre n'excède jamais trois ou quatre. Ils sont fortement basophiles et nettement entourés d'une auréole claire indiquant qu'ils ne sont pas en contact direct avec le cytoplasme, mais au contraire contenus dans une vacuole. Il est assez singulier de rencontrer ces formations dans les granulocytes, alors qu'elles sont totalement absentes des lymphocytes.

Les *granulations* proprement dites sont sphériques ou en forme de grains de blé (*cristalloïdes*). Fréquemment, les deux types sont mélangés dans la même cellule; il existe cependant beaucoup d'éléments qui ne renferment que des granulations et d'autres qui ne contiennent que des cristalloïdes. *Toutes* ces granulations sont parfaitement *acidophiles*, au moins à un examen relativement superficiel.

Cette constatation m'étonna tout d'abord. J'ai en effet montré récemment chez les Reptiles et les Oiseaux que les granulations acidophiles apparaissent tout d'abord sous la forme sphérique et plus ou moins amphophile, et que plus tard elles deviennent acidophiles et s'allongent pour prendre l'apparence de cristalloïdes. En même temps se manifeste, une remarquable modification des propriétés de solubilité. Sous la forme jeune, les granulations sont insolubles ou sont difficilement solubles dans l'eau distillée et dans SO^4Mg à 1 p. 100; en devenant acidophiles, au contraire, elles deviennent solubles dans les mêmes réactifs. D'autre part, la transformation des granulations amphophiles en cristalloïdes acidophiles ne se fait pas simultanément pour toutes les inclusions

d'une cellule, de telle sorte qu'on rencontre des éléments renfermant un mélange de granulations de forme, d'affinité et de solubilité différentes; l'existence seule de ces éléments est la preuve de la réalité de l'évolution granulaire telle que je l'ai décrite.

Au premier abord, ces éléments semblaient manquer chez le Caméléon. Mais ce n'était qu'une apparence, et ce Reptile ne constitue pas une singularité dans le groupe auquel il appartient.

Une observation très attentive permet en effet de trouver dans certains granulocytes, surtout les plus jeunes, quelques granulations amphophiles mélangées aux acidophiles. D'autre part, l'action de l'eau distillée ou de SO^4Mg à 1 p. 100 les met nettement en évidence en dissolvant toutes les acidophiles qui les masquaient.

Bien que je n'aie pas observé tous les stades du développement des granulations du Caméléon, je crois donc pouvoir affirmer que ce développement se fait suivant le mode général.

Seulement, l'amphophilie des jeunes granulations est assez faible, et la transformation doit se faire avec une grande rapidité et être particulièrement précoce. A ce double point de vue j'ai déjà d'ailleurs observé des variations parmi les Reptiles et les Oiseaux.

Évolution des leucocytes du Caméléon.

Examinons maintenant l'enchaînement des diverses formes leucocytaires que nous venons de décrire. On sait les discussions sur la valeur des théories unicistes et dualistes qui se partagent les suffrages des hématologistes. Car nous n'avons plus aujourd'hui deux théories, mais deux groupes de théories opposés l'un à l'autre. L'accord ne semble pas encore prochain, et plus que jamais chacun s'en tient à ses vues personnelles. Néanmoins, il est incontestable que l'ancien dualisme intransigeant d'Ehrlich a perdu beaucoup de terrain et que les observations (en ce qui concerne du moins les Mammifères) se concilient mal avec l'unitarisme strict qui prétend passer par des transitions insensibles du petit lymphocyte au gros lymphocyte, au mononucléaire et au granulocyte.

D'ailleurs, il est actuellement telles théories unicistes qui se rapprochent sensiblement des théories dualistes, telle, par exemple,

celle de Pappenheim[1]. Personnellement, nous pensons que, quand les hématologistes voudront bien ne plus se borner trop exclusivement à l'étude des Mammifères, mais envisager aussi les autres types de la série animale ou tout au moins des Vertébrés, ils pourront se faire une opinion définitive sur l'évolution des leucocytes des Mammifères. En ce qui concerne ces derniers, l'accord se fera sans doute sur la base d'un unicisme mitigé.

Je n'ai pas du tout l'intention de discuter complètement la question ici; nous réserverons les importants développements qui seraient nécessaires pour une étude générale ultérieure.

Je désire simplement me borner à examiner les conclusions qui semblent se dégager de l'étude d'un cas particulier.

Werzberg admet que les diverses formes de leucocytes du Caméléon s'enchaînent de la façon suivante :

Grand lymphocyte, grand lymphocyte leucocytoïde, lympholeucocyte, myélocyte.

Petit lymphocyte, lymphocyte leucocytoïde, myélocyte.

Les myélocytes (leucocytes granulés) descendraient donc en dernière analyse des lymphocytes, grands ou petits. D'autre part, Werzberg ne se prononce pas dans le cas particulier du Caméléon sur les relations de ces deux dernières formes cellulaires. Évidemment le matériel lui manquait pour résoudre la question.

Mais, à considérer les deux séries évolutives ci-dessus, il semble que à partir de deux éléments assez semblables l'évolution des myélocytes (granulocytes) puisse se faire de deux manières un peu différentes; la forme lympholeucocyte se présente en effet dans la première série et non dans la seconde.

Est-ce bien là l'expression de la réalité des faits? C'est ce que nous allons voir.

Lymphocytes. — Discutons d'abord la question des lymphocytes. Werzberg ne dit rien des relations des gros et petits lymphocytes du Caméléon; mais il admet pour d'autres Reptiles la formation du grand aux dépens du petit.

Qu'il y ait un rapport intime entre ces deux types cellulaires chez

1. Voyez par exemple : Pappenheim und Ferrata, Ueber die verschiedenen lymphoiden Zellformen der normalen und pathologischen Blutes, *Fol. hæmat.*, Bd. X, 1911.

le Caméléon, c'est ce qui me paraît plus qu'incontestable, car entre les formes les plus extrêmes il existe tous les intermédiaires possibles.

Noyau, protoplasme, tout est à peu près semblable et les types extrêmes ne diffèrent guère que par la taille.

Mais quel est, de ces deux leucocytes, le progéniteur de l'autre? Chez le Caméléon adulte rien ne permet de décider de la question. Et cette question ne présente, en fait, dans le cas qui nous occupe, aucun intérêt.

Les lymphocytes de toute taille peuvent se diviser par karyokinèse et par conséquent sont capables de se multiplier par leur propres forces.

D'autre part, grands et petits lymphocytes peuvent évoluer exactement de la même manière, ce que Werzberg admet nettement et ce que je puis confirmer. Il en est de même de toutes les formes intermédiaires, entre les grands et les petits lymphocytes caractérisés.

Dans ces conditions, on peut considérer le groupe de lymphocytes comme la souche de toutes les autres formes de leucocytes.

Je rappelle que beaucoup d'auteurs (Drzewina[1], Werzberg, etc., etc.) ont trouvé des intermédiaires entre les grands et petits lymphocytes chez les Poissons, les Batraciens, les Reptiles; que Dantschakoff (1909) a vu les premiers grands lymphocytes se transformer chez l'embryon en petits lymphocytes. Il est possible que chez les Vertébrés supérieurs, les Mammifères et peut-être les Oiseaux, les petits lymphocytes, alliés aux grands lymphocytes chez l'embryon, perdent, chez l'adulte, la faculté d'évoluer en granulocytes.

Ainsi pourrait peut-être se faire l'accord entre unicistes et dualistes.

Mononucléaires. — Examinons maintenant la destinée ultérieure des lymphocytes. Nous avons réuni ci-dessus, sous le nom général de *mononucléaires*, toute une série de formes caractérisées dans l'ensemble par un cytoplasme sensiblement moins basophile que celui des lymphocytes. Il n'y a pas de doute que ce groupe de

1. Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés. *Arch. Zool. exp.*, sér. 4, t. III, 1905.

mononucléaires ne dérive en bloc de celui des lymphocytes. La preuve évidente en est dans l'identité entre le noyau des lymphocytes et celui de certains monucléaires.

D'autre part, si on se reporte à nos descriptions précédentes, on

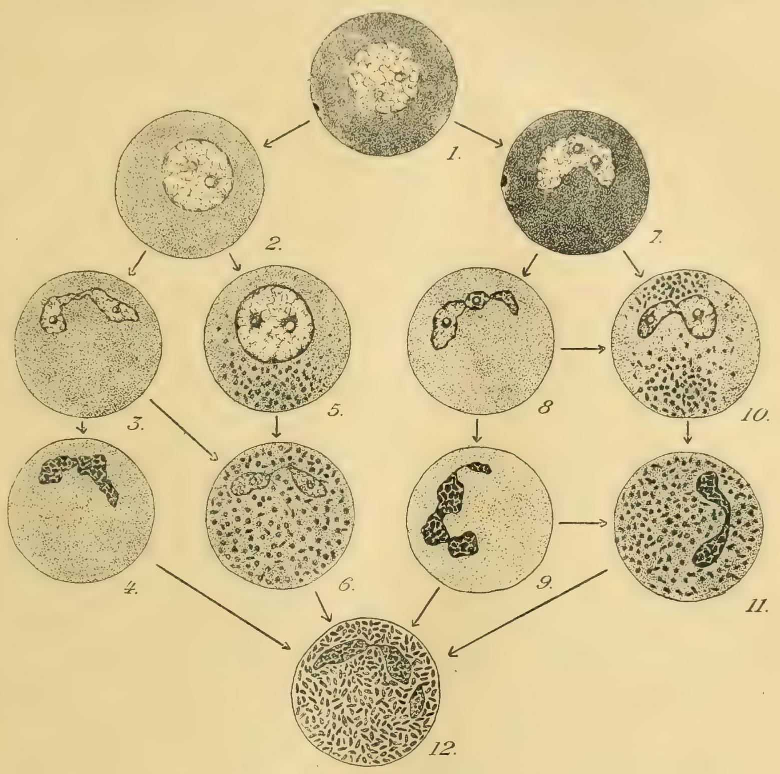


Fig. 1. — *Schéma* montrant les *principales* formes cellulaires qui se rencontrent dans la moelle osseuse du Caméléon. — 1, lymphocytes; — 2, granulocytes; — 2 à 11, stades intermédiaires divers. — Les flèches indiquent les diverses séries évolutives qu'on peut former au moyen de tous ces éléments. La multiplicité de ces séries montre qu'elles n'ont aucun intérêt; voir le texte.

voit que le noyau des mononucléaires est très variable, qu'il est parfois sphérique, parfois polymorphe, qu'il est parfois vésiculeux et nucléolé, comme celui des lymphocytes, parfois compact et dépourvu de nucléole; si nous rapprochons de ceci cet autre fait que le noyau des lymphocytes est parfois plus ou moins réniforme, nous arrivons à cette conclusion que l'évolution du noyau ne se fait pas corrélativement à celle du protoplasme. Bien mieux, dans le

noyau lui-même la disposition du nucléole et la modification de la forme générale ne semblent avoir aucun rapport.

Seuls, sont toujours synchrones la disposition du nucléole et la distribution de la chromatine.

Un noyau vésiculeux est toujours nucléolé, un noyau compact ne renferme jamais de nucléole.

Nous utiliserons plus loin les remarques précédentes.

Granulocytes. — Poursuivons maintenant les mononucléaires dans leur évolution. Nous savons qu'ils se transforment en leucocytes granulés caractérisés par un noyau polymorphe ou même multiple à structure compacte et dépourvu de nucléole et par un cytoplasma purement acidophile bourré de granulations. Mais, ici encore, l'évolution nucléaire n'est pas du tout rigoureusement synchrone de l'évolution du cytoplasme, de telle sorte qu'entre le mononucléaire et le granulocyte arrivé au terme de son évolution il existe de nombreux intermédiaires très différents.

Cette discordance est si marquée que certains granulocytes encore jeunes, peu chargés de granulations, possèdent encore un noyau rond de lymphocyte, vésiculeux et nucléolé. Par contre, il existe des éléments à noyau compact et polymorphe complètement dépourvus de granulations.

Sans doute, certains dualistes nous objecteront tout de suite que ces derniers éléments ne sont que des formes arrivées au bout de leur évolution. Il n'en est rien, car on peut y voir parfois des granulations. Ce sont simplement des éléments où l'évolution nucléaire est en avance sur l'évolution cytoplasmique.

De cette dissociation entre les modifications du noyau et du protoplasme, il résulte que les formes intermédiaires entre le lymphocyte et le granulocyte sont fort nombreuses.

Toutes ces formes peuvent être distribuées en séries également nombreuses qui toutes partent du même point, le lymphocyte, pour aboutir au même point, le granulocyte. Le schéma ci-contre nous dispensera de plus longues explications. Chez le Caméléon, toutes ces séries semblent à peu près également importantes; mais, dans d'autres espèces, certaines d'entre elles peuvent prendre une certaine prédominance.

Conclusions.

Eh bien, et c'est là que je veux en venir, quel est l'intérêt de ces séries? Il me semble parfaitement nul.

Peu nous importe de savoir que, dans certains cas, le noyau peut devenir polymorphe avant que les granulations n'apparaissent; que dans d'autres cas c'est le contraire qui se produit, puisque l'existence même de ces phénomènes inverses nous indique qu'il n'y a rien là qui soit digne d'intérêt. De même, il nous semble absolument inutile de donner un nom spécial à chacune des nombreuses formes que l'on peut décrire dans la moelle des os du Caméléon. Il nous suffira simplement de tracer les grandes lignes de l'évolution des leucocytes, en constatant *qu'une forme à noyau vésiculeux, nucléolé et à protoplasme basophile se transforme finalement en une forme à noyau polymorphe ou multiple, de structure compacte, dépourvu de nucléole et à protoplasma acidophile, chargé de granulations*, et en remarquant que l'évolution nucléaire et l'évolution cytoplasmique sont indépendantes. Autrement dit, le *lymphocyte* se transforme en *granulocyte* par l'intermédiaire de diverses formes d'*aspect variable*, qu'on peut réunir sous le nom de *mononucléaires*.

Nous n'avons donc nul besoin de l'invraisemblable terminologie — qui change avec les auteurs — et qui est aujourd'hui de mode parmi les hématologistes. Il nous suffit simplement de désigner par un nom particulier les *grandes phases* de l'évolution du leucocyte.

Et cependant, c'est à définir et à nommer les nombreuses formes que peuvent revêtir les leucocytes, c'est à essayer de disposer ces formes en séries évolutives que les hématologistes s'occupent depuis des années et, ainsi perdus dans le détail, ils ont presque tous oublié d'essayer d'extraire, de tout ce fatras, les grands traits de l'évolution du leucocyte.

Mais je crois que le jour où ils voudront bien s'y résoudre, et où ils voudront bien croire que la considération des Vertébrés inférieurs est de nature à les aider à comprendre l'évolution des leucocytes des Mammifères, ils ne tarderont pas longtemps à se mettre tous d'accord. Encore faudra-t-il que ces Vertébrés inférieurs

soient étudiés *en eux-mêmes* et non avec l'idée d'y retrouver dans le détail tout ce que l'on voit chez l'homme, car, à quelques exceptions près, c'est avec cette tendance qu'ont été faits tous les travaux qui ont porté sur les leucocytes des Poissons, des Batraciens et des Reptiles.

Décembre 1912.

Explication de la planche.

Toutes les figures ont été dessinées au même grossissement : environ 1 500 diamètres.

Fig. 1. — Petit lymphocyte typique. — Protoplasma très basophile, peu développé.

Fig. 2. — Petit lymphocyte. — Protoplasma beaucoup plus développé que fig. 1 ; tend à la forme « grand lymphocyte », sous des dimensions beaucoup plus réduites.

Fig. 3. — Grand lymphocyte de taille relativement réduite.

Fig. 4. — Grand lymphocyte, beaucoup plus grand que le précédent.

Fig. 5. — Grand lymphocyte « leucocytoïde ».

Fig. 6. — Petit lymphocyte « leucocytoïde ». — Comparer avec la figure précédente.

Fig. 7. — Mononucléaires. — Le noyau est en forme de bissac, les nucléoles sont réduits ; cytoplasma *légèrement* basophile.

Fig. 8. — Mononucléaire, plus petit que le précédent ; plus avancé en évolution ; les nucléoles ont complètement disparu.

Fig. 9. — Mononucléaire, grande taille, très avancé en évolution.

Fig. 10. — Granulocyte, de l'ordre de grandeur des petits lymphocytes.

Fig. 11. — Granulocyte, semblable au précédent, mais encore plus petit.

Fig. 12. — Granulocyte. — Le noyau est semblable à celui des lymphocytes ; protoplasma légèrement basophile ; quelques granulations.

Fig. 13. — Granulocyte. — Stade définitif : cette cellule renferme un mélange de granulations et de cristalloïdes. On rencontre aussi assez fréquemment des éléments semblables à ceux-ci mais ne renfermant que des cristalloïdes.

Fig. 14. — Granulocyte renfermant exclusivement des granulations sphériques ; en bas, un grain de Kürloff.

Sur

l'adaptation des Groupes musculaires

aux conditions statiques anormales

Par A. K. NETCHAEWA-DIAKONOWA

Aide à l'Institut d'anatomie descriptive de l'École pour les femmes étudiantes à Moscou.

Le fait dont je voudrais faire part serait peut-être bien banal, si on attribuait plus d'attention à la question fondamentale elle-même de l'adaptation des muscles aux conditions statiques anormales. Or, le faisceau musculaire surnuméraire dont il s'agit, relève justement de l'adaptation de la ceinture humérale aux conditions dites cyphotiques, plutôt que de telle ou telle anomalie au sens étroit du mot. Nulle part dans les traités classiques sur les anomalies musculaires je n'ai trouvé rien de semblable à mon cas, ce qu'on pouvait certes attendre déjà *a priori*, et ce n'est qu'un seul cas, provenant, lui aussi de notre Institut, dont la publication, suscitée par mon honoré maître M. A. Djechine, a paru dans le *Karkowsky med. journal*, 1910, vol. X, qui a trait au même mode d'adaptation musculaire.

Il s'agit donc, dans mon cas, d'une femme d'une trentaine d'années; je ne pouvais disposer que de son cadavre, parvenu parmi les autres dans le matériel courant de notre Institut; aussi a-t-il été hors de mon pouvoir de prendre en considération les données de son anamnèse. Quoi qu'il en soit, cette femme, très amaigrie, possédait une cypho-scoliose dorsale bien prononcée. La déviation scoliotique siégeait au niveau des vertèbres dorsales, dont les supérieures étaient déviées à droite, tandis que les inférieures

manifestaient une déviation secondaire à gauche de la ligne médiane. C'est ainsi que tout le thorax se trouvait raccourci de haut en bas et comme aplati de devant et de droite en arrière et à gauche. Sans m'attarder à une description détaillée des muscles, qui tous semblaient être bien atténués, je m'arrêterai sur un groupe musculaire, ayant trait à l'omoplate. « Le miroir tendineux des trapèzes » (d'après l'expression de M. Rauber) atteignait des dimensions considérables, surtout dans la direction transversale. Le trapèze droit était assez épais et raccourci dans les deux directions; quant au trapèze gauche, son insertion vertébrale suivant la déviation scoliotique de la colonne était ouverte en éventail dans sa partie moyenne et épaissie d'en bas et d'en haut. Après avoir découvert le plan sous-jacent par l'incision des deux trapèzes de haut en bas, je pus constater le tableau que voici (fig. 1) : les rhomboïdes des deux côtés étaient disjoints, c'est-à-dire que de l'un et de l'autre côté le petit rhomboïde était écarté du grand et se dirigeait séparément en forme de bandelette des dernières vertèbres cervicales vers le bord vertébral de l'omoplate. Du côté gauche je pus constater encore une abnormite, sur laquelle je voudrais attirer l'attention tout particulièrement : les processus épineux des deux dernières vertèbres cervicales servaient de points d'insertion non seulement au petit rhomboïde, mais aussi à un faisceau surnuméraire, plat, ne contenant qu'une couche de fibres musculaires très mince. Ce faisceau — on dirait un petit rhomboïde — croisait quand même la direction des vraies fibres du petit rhomboïde sous un angle très aigu, il s'en éloignait ensuite de plus en plus pour aller gagner l'épine de l'omoplate juste là où venaient s'insérer les fibres moyennes de la partie supérieure du trapèze gauche. Il reste à mentionner encore que ce faisceau avait une

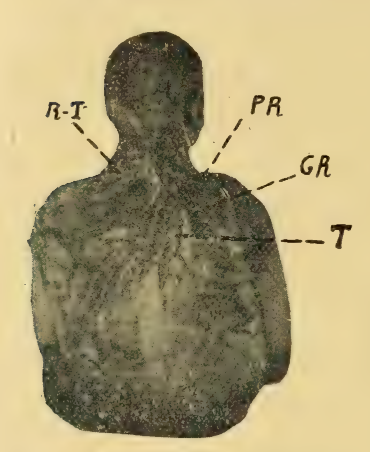


Fig. 1. — RT, faisceau rhomboïdo-trapézoïde; PR, petit rhomboïde : GR, grand rhomboïde; T, moitié vertébrale du trapèze.

structure (macroscopique) musculaire seulement dans sa partie ou un tiers proximal; plus loin il perdait de plus en plus son aspect musculaire, de sorte que ce n'est qu'une bande tendineuse qui gagnait le lieu d'insertion du plan profond (antérieur) du trapèze.

Il n'y avait rien de semblable du côté droit.

Réflexions : comme je l'ai dit, c'est *a priori* déjà qu'on peut se rendre compte de la nature du faisceau surnuméraire rhomboïdo-trapézoïde que je viens de décrire. Or il va sans dire que les deux trapèzes étaient gênés singulièrement dans leurs fonctions. L'un — le trapèze droit — pouvait s'acquitter de ses conditions défavorables avec plus d'aise. Le raccourcissement et l'épaississement, qu'il a subis en effet, lui permettaient de rester maître de l'épine de l'omoplate tout comme dans les conditions normales. A droite, du côté concave, pourrais-je dire, les conditions sont devenues tout à fait autres et beaucoup plus défavorables pour les fonctions du trapèze et de ses adjuvants (les rhomboïdes, le grand dentelé). La déviation de la colonne vertébrale à droite et l'aplatissement du thorax d'avant et de droite en arrière et à gauche se manifestant de plus en plus mettaient hors du jeu au fur et à mesure une quantité considérable des fibres du trapèze. Les mouvements de l'omoplate, lorsqu'elle se trouva dans un autre plan, ne pouvaient plus être réglés par les rhomboïdes. Tout le mécanisme se trouvait gravement incommodé, les appareils de la vie normale renonçaient à suffire, et ce n'est qu'au compte d'un moyen extraordinaire « de nécessité » que le bras gauche pouvait jouir de ses fonctions habituelles. C'est justement ce moyen de nécessité venant régler les mouvements de l'omoplate, qui cesse d'obéir à la traction combinée des rhomboïdes et du grand dentelé, que je voudrais voir dans mon faisceau surnuméraire rhomboïdo-trapézoïde.

Bibliographie

Précis d'anatomie et de dissection, t. II, p. 1913, par H. ROUVIÈRE, Masson, Paris.

Le tome II, qui complète le précis d'anatomie et de dissection de M. Rouvière, vient de paraître. Il traite du *thorax*, de l'*abdomen*, du *bassin* et du *membre inférieur*. 259 figures en noir et en couleurs illustrent le tome II. Autant et même plus que le tome I dont nous avons annoncé l'apparition (ce *Journal*, 1912, p. 436), le tome II, non seulement sera un guide précieux pour les débutants en dissection, mais il expose clairement les notions fondamentales de l'anatomie.

ÉD. RETTERER.

La Circulation du liquide céphalo-rachidien, par CATHELIN, J.-B. Baillière, 1913.

Cathelin a écrit un livre très intéressant d'une centaine de pages, illustré de neuf schémas; il tente de montrer : 1° qu'il n'y a pas de mouvements de flux et de reflux du liquide céphalo-rachidien; 2° que la membrane séreuse sous-arachnoïdienne n'est pas perméable; 3° que le liquide céphalo-rachidien n'est pas dû à une filtration, mais représente un produit de sécrétion.

Élaboré par les *glandes choroïdes*, le liquide céphalo-rachidien passe dans les gaines périvasculaires pour retourner au sang.

ÉD. RETTERER.

Technique microscopique, par ÉT. DE ROUVILLE, 5e édition, Vigot frères, Paris, 1913.

J'ai signalé, à chaque nouvelle édition française de la *technique microscopique* de Böhm et Oppel, les modifications et les perfectionnements dus au traducteur, Ét. de Rouville. Tout en conservant le plan primitif de l'ouvrage, Ét. de Rouville vient d'en faire un ouvrage entièrement

neuf. Je suis convaincu que cette 5e édition, complètement refondue et au courant des progrès incessants de la technique, aura le même succès que ses aînées.

ÉD. RETTERER.

Le Sang et les maladies du sang, par CHAMPY, 1913, Gittler, Paris.

Ce livre est une *adaptation française* de l'*Atlas des maladies du sang de Schleip*, illustré de 46 planches comprenant 74 figures en couleurs. Il est, comme on sait, surtout destiné aux médecins qui, sans faire de l'hématologie, leur spécialité, désirent acquérir les notions essentielles en ce qui concerne la morphologie, l'évolution et les modifications des éléments figurés du sang. Champy est entré dans des développements assez étendus : 1° sur l'origine des éléments du sang; 2° sur les caractères des éléments normaux et anormaux, ainsi que sur leurs altérations. Il a ajouté à l'atlas de Schleip quelques planches qui complètent les connaissances relatives aux parasites du sang.

Le livre tel qu'il est rendra de grands services aux praticiens. Champy s'est efforcé de présenter le tableau complet de toutes les opinions qui ont cours sur la forme, la constitution et la transformation des éléments figurés du sang. Il l'a fait avec une grande clarté et l'impartialité la plus exacte. Au risque de déplaire, j'aurais voulu voir l'auteur porter un jugement critique sur les mémoires dont il se contente de donner le résultat succinct; il aurait de plus, bien fait d'ajouter l'index bibliographique des travaux les plus importants. Il lui aurait été facile de de définir la forme sphérique des hématies, car la plupart de ces éléments sont représentés dans les planches avec un croissant hémoglobique dont la concavité est remplie par un ménisque anhémoglobique. Il faudrait, d'autre part, non seulement compter, mais peser les voix qui se prononcent pour la transformation du lymphocyte en leucocyte ou en hématie. Le *centre germinatif* des follicules des ganglions lymphatiques est bien figuré comme un syncytium et il eût été facile de faire concorder le texte avec la réalité. Que les ganglions lymphatiques produisent des lymphocytes, c'est là un fait acquis; mais qu'ils se chargent de faire disparaître les globules blancs et rouges en les phagocytant, il me semble que pareille hypothèse est en contradiction avec les résultats expérimentaux qui nous montrent la genèse des hématies aux dépens des éléments du ganglion. En accordant dans les éditions prochaines une plus grande place à la critique et à la bibliographie, Champy donnera, j'en suis persuadé, une valeur et une utilité bien plus considérables à son livre.

ÉD. RETTERER.

Glandes surrénales et organes chromaffines, par M. LUCIEN et J. PARISOT, 1913, Gittler, Paris.

Dans ce livre M. Lucien et J. Parisot ont groupé tous les faits que nous connaissons des capsules surrénales et des organes chromaffines. Grâce aux recherches personnelles des auteurs, ils ont pu porter un jugement critique sur nombre de travaux qui ont paru sur cette question. Dans une série de chapitres, ils traitent successivement de l'*anatomie comparée, du développement de l'anatomie*, de la *structure* des capsules surrénales et des organes chromaffines. Puis, ils exposent les acquisitions de la physiologie (effets généraux des extraits surrénaux, adrénaline, influence des glandes surrénales sur l'organisme). Ensuite, ils abordent l'*anatomie pathologique générale des glandes surrénales*, ainsi que l'*opothérapie surrénale.*

Si les auteurs avaient ajouté un index bibliographique à leur exposé, ce livre, méthodique et clair, y aurait gagné beaucoup.

ÉD. RETTERER.

Innere Secretion, par A. BIEDL, 1re partie, 2e édition, 1913. Urban et Schwarzenberg, Berlin-Wien.

Biedl vient de publier la première partie de son livre *Sécrétion interne.* La première édition qui date de 1910 est déjà traduite en anglais et va paraître en russe. Ce fait suffit pour montrer à quels besoins réels répond le livre de Biedl.

La première partie de la seconde édition comprend une section qui traite de l'essence de la sécrétion interne, et trois sections, dont l'une se rapporte à l'*appareil thyroïdien*, la seconde, au *thymus* et, la troisième, aux *capsules surrénales.* 131 figures dans le texte et 3 planches avec 20 figures coloriées illustrent la première partie de cette édition.

Considérées au point de vue anatomique, histologique, physique et clinique, les glandes à sécrétion interne sont étudiées à fond. Si Biedl excelle à préciser l'exposé des faits acquis et à résumer les résultats généraux, il ne craint pas de faire ressortir les contradictions réelles ou apparentes qu'on trouve dans les auteurs. En un mot, l'ouvrage de Biedl est non seulement un livre d'enseignement, mais une œuvre de vraie et saine critique.

ÉD. RETTERER.

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD

XLIXe ANNÉE, 1913. N° 5. — SEPTEMBRE-OCTOBRE

Journal de l'Anatomie

et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine
de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine
de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé
à la Faculté de médecine
de Paris.

G. LOISEL
Directeur
du Laboratoire d'Embryologie générale
à l'École des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé
à la Faculté de médecine
de Toulouse.

SOMMAIRE

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois ;

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro	6 fr. »
Un an, pour Paris	30 »
— pour les départements et l'étranger	33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte.

2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie ;

Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique*.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

Les formations aponévrotiques
de la
région ptérygo-maxillaire chez l'Homme
et chez quelques Mammifères [1]

PAR

André HOVELACQUE et Maurice VIRENQUE

(Planches XXI a XXX).

L'étude des formations cellulo-fibreuses de la région ptérygo-maxillaire n'a jamais été faite d'une façon complète. Le ligament sphéno-maxillaire est décrit depuis longtemps. Civinini en 1835 décrit le ligament ptérygo-épineux, il le donne d'abord comme inconstant, puis dans un nouveau travail en 1837 il montre que ce ligament existe d'une façon constante. Schmidt en 1839 le considère comme presque constant. En 1840 Fæsebeck, ignorant les travaux de Civinini, décrit à nouveau le ligament ptérygo-épineux. En 1862 Hyrtl étudie l'orifice ostéo-fibreux dans lequel s'engagent les nerfs temporaux profonds peu après leur origine; il décrit un ligament, qu'il est classique de désigner aujourd'hui sous le nom de ligament innominé de Hyrtl. En 1895 Juvara donne une description de l'aponévrose interptérygoïdienne. Trolard en 1900 apporte quelques modifications à la description de Juvara. En 1912 Rouvière reprend l'étude de cette formation, montrant qu'elle ne présente ni les insertions ni l'aspect que lui assignait Juvara; de plus Rouvière insiste sur ce fait que le nerf maxillaire inférieur est en

1. Travail du laboratoire d'anatomie de la Faculté de médecine de Paris.

avant et en dehors de l'aponévrose et qu'il est situé dans l'espace ptérygo-maxillaire et non dans l'espace latéro-pharyngien.

C'est à la suite de ses recherches, que notre maître M. le professeur agrégé Rouvière nous a engagés à entreprendre ce travail. Nos préparations ont porté sur 17 pièces d'homme adulte, 2 pièces d'enfant (enfant dix-huit mois), 4 pièces de singe (Macacus rhesus), 8 pièces de chien, 2 de chat, 4 de lapins, 8 de cobayes, 2 de cheval, 2 de chevreuil, 2 de bœuf. Nous avons disséqué directement certaines pièces, mais nous avons fait la plupart du temps des injections artérielles au suif. Nous avons également fait quelques injections veineuses. Les injections vasculaires n'ont pas été faites uniquement chez l'homme, mais également chez un certain nombre d'animaux.

Nous donnerons donc le résultat de nos recherches non seulement chez l'homme, mais chez un grand nombre de mammifères; nous essayerons d'en déduire la valeur des diverses formations cellulo-fibreuses qui existent dans la région.

Chez l'homme et les primates nous avons trouvé d'une façon constante, outre l'aponévrose interptérygoïdienne, deux autres formations : tout d'abord une lame vasculaire qui accompagne les branches de l'artère maxillaire interne; et en second lieu une lame aponévrotique placée en avant et en dehors de l'aponévrose interptérygoïdienne, cette lame aponévrotique prolongeant en arrière l'aile externe de la ptérygoïde. Chez les animaux autres que les primates nous n'avons trouvé que l'aponévrose interptérygoïdienne et la lame vasculaire.

Préparation. — Sur toutes nos pièces d'homme, nous avons commencé par pratiquer une coupe sagittale de la tête, puis par un trait de scie oblique nous avons enlevé toute la partie postérieure du crâne en arrière du rocher. Le muscle ptérygoïdien interne a été disséqué et les insertions maxillaires du muscle ont été sectionnées de façon à permettre l'isolement du muscle; le muscle rabattu, on aperçoit la face interne de l'aponévrose interptérygoïdienne.

Sur la face externe, l'arcade zygomatique est sectionnée en avant et en arrière du masséter, le muscle est rabattu en arrière et en

dehors. L'apophyse coronoïde et la partie antérieure de la branche montante sont sectionnées, le temporal est relevé avec le fragment osseux.

Le ptérygoïdien externe est ainsi mis à nu; le muscle est enlevé de dedans en dehors, après que ses origines ptérygoïdiennes ont été ruginées. La lame vasculaire est mise à nu, dès que le ptérygoïdien externe est enlevé; de plus on voit très nettement la loge incomplète que la lame vasculaire et une de ses expansions forment à ce muscle.

Pour voir la lame qui prolonge en arrière l'aile externe de la ptérygoïde il suffit d'inciser soit la lame vasculaire, soit l'aponévrose interptérygoïdienne. Chez les animaux autres que les primates, la section sagittale de la tête et la dissection des plans superficiels sont suffisantes.

APONÉVROSE INTERPTÉRYGOÏDIENNE

L'aponévrose interptérygoïdienne, aponévrose sphéno-glaséro-maxillaire, est une lame fibreuse qui tapisse la face antéro-externe du ptérygoïdien interne, le débordant en haut et en arrière au-dessus de son bord supérieur. Pour l'examiner, il faut désinsérer le muscle ptérygoïdien interne de son attache maxillaire et le relever doucement, car le muscle s'insère presque au contact de l'aponévrose et lui adhère assez intimement dans certains cas.

Dans son ensemble la lame est irrégulièrement quadrilatère (fig. 1, Pl. XXI). Le bord antérieur, long de 5 à 6 centimètres, est tendu dans sa partie supérieure le long du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde; il est libre dans sa partie inférieure et gagne l'union du bord antérieur de la branche montante et du corps du maxillaire inférieur. Le bord inférieur, long de 3 centimètres environ, s'insère obliquement en bas en avant sur la face interne de la branche montante du maxillaire, passant au-dessous de l'orifice du canal dentaire. Le bord supérieur, long de 4 cent. 5 à 5 cent. 5, s'insère à la base du crâne. Le bord postérieur, haut de 2 centimètres environ est libre.

La forme que nous donnons à l'aponévrose interptérygoïdienne s'écarte sensiblement de celle que lui assignent Juvara, Trolard, puis Rouvière, qui limitent le bord antérieur à ses insertions ptérygoïdiennes et qui prolongent le bord inférieur sur les faces latérales de la langue. Nous verrons plus loin qu'il existe bien un prolongement lingual, mais celui-ci doit être séparé de l'aponévrose proprement dite; il représente une formation toute différente, dépendance du nerf lingual; nous l'étudierons plus loin.

Bord antérieur. — Le bord antérieur est un bord ptérygo-lingual. Il est formé de deux segments : un supérieur s'insère au bord postérieur de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, un inférieur est libre et est tendu depuis l'extrémité inférieure du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde jusqu'au bord antérieur de la branche montante du maxillaire inférieur, à 1 centimètre en arrière de la dernière alvéole. Les deux segments du bord antérieur ont à peu près la même hauteur. Lorsque la bouche est fermée, le segment inférieur est oblique en bas, en avant, en dehors, formant avec le segment supérieur un angle obtus de 120° environ, ouvert en avant. Lorsque la bouche est largement ouverte, la direction change, et le segment inférieur se porte en dehors, en bas, et un peu en arrière. Le segment supérieur s'insère au bord postérieur de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde entre le ptérygoïdien interne et le ptérygoïdien externe; il ne contracte aucune adhérence avec la lame aponévrotique (lame d'origine du muscle) qui tapisse la face externe du ptérygoïdien interne; par contre le ptérygoïdien externe contracte de légères adhérences avec le bord antérieur de l'aponévrose et il est quelquefois difficile de les séparer.

L'attache à la ptérygoïde se fait de façon fort variable. Dans tous les cas l'attache à la partie supérieure est assez faible; nous verrons plus tard que cette partie supérieure répond en effet à une zone criblée. Dans la partie inférieure, l'attache est parfois forte et résistante, se continuant par des fibres nacrées jusqu'à l'extrémité inférieure du bord postérieur de la lame osseuse; dans d'autres cas l'attache est beaucoup plus faible, il n'y a que des tractus celluleux; quelquefois même l'attache est si faible qu'on ne peut la mettre en

évidence à la partie toute inférieure de l'os; peut-être alors est-elle détruite lors de la dissection du ptérygoïdien externe. Les différents modes d'insertion se voient avec une fréquence à peu près égale; et l'attache peut être différente sur les deux côtés d'un même sujet.

Le segment inférieur du bord antérieur de l'aponévrose est libre; il est sous-tendu par le nerf lingual qui chemine le long de ce bord; quelquefois, une artériole, dont on ne voit d'ailleurs pas l'origine, masquée par l'aponévrose plus épaisse en d'autres régions, accompagne le nerf sur une partie de son trajet, se perdant avant d'atteindre la terminaison du bord antérieur; d'autres fois on voit des veinules accompagner le nerf. Le segment inférieur du bord antérieur est mince, celluleux; il vient passer à la face interne de la branche montante du maxillaire inférieur à un centimètre en arrière de la dernière alvéole, au-dessus et en arrière de l'insertion des fibres les plus postérieures du mylo-hyoïdien. En ce point, quittant toute insertion osseuse, il croise le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien et s'applique sur sa face interne. Ce point répond à l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose; il se trouve situé en arrière et au-dessous du bord postérieur de la dernière alvéole, en arrière de laquelle se fixe le ligament ptérygo-maxillaire. Le nerf lingual est en arrière et au-dessous de la terminaison de ce bord; d'après Juvara, le nerf déterminerait dans la moitié des cas une gouttière osseuse en arrière de la dernière grosse molaire; cette gouttière est difficile à voir. Nous ne l'avons jamais trouvée nettement.

Bord inférieur. — Le bord inférieur est maxillaire. Il s'insère suivant une ligne courbe à convexité postérieure et inférieure. Cette ligne part du bord postérieur de la mâchoire inférieure un peu au-dessus de sa partie moyenne, se porte presque directement en avant, un peu en bas, atteint le pourtour postérieur de l'orifice d'entrée du canal dentaire; la ligne d'insertion contourne la partie postérieure et inférieure de ce trou et longe ensuite horizontalement la base de l'épine de Spix; en avant de l'épine elle se porte en avant et en bas, croise le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien et s'applique sur sa face supéro-interne en arrière du nerf lingual.

L'angle formé par la réunion du bord antérieur et du bord inférieur est large; sa face externe répond au passage du nerf lingual. De cet angle nous verrons se détacher un prolongement celluleux gagnant les faces latérales de la langue.

Les insertions de ce bord inférieur sont nettes et se font en général par des fibres nacrées depuis sa partie postérienre jusqu'en avant de l'épine de Spix; la partie toute antérieure est moins résistante, celluleuse.

Les insertions de l'aponévrose se font là juste au-dessus de celles du ptérygoïdien interne, à leur contact, si bien que sur l'aponévrose on peut voir quelques petits tendinets, et que l'aponévrose se tend l'orsqu'on sectionne les fibres les plus superficielles du ptérygoïdien interne.

Enfin d'une façon constante le bord inférieur envoie un prolongement sur le sillon mylo-hyoïdien, ce prolongement est triangulaire à base supérieure, à bord antérieur vertical; dans d'autres cas le prolongement est falciforme; quelquefois court, il est plus souvent long, mesurant 2 centimètres ou 2 cent. 5. Le nerf mylo-hyoïdien est aperçu par transparence au travers du feuillet fibreux; souvent une artère suit son bord postérieur; le nerf se dégage de l'expansion pour pénétrer dans le muscle.

Bord supérieur. — Le bord supérieur, long de 4 cent. 1/2 à 5 cent. 1/2, selon les sujets, s'insère à la base du crâne, depuis l'extrémité supérieure du bord postérieur, de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, jusqu'à l'extrémité externe de la scissure tympano-squameuse. On peut reconnaître plusieurs segments à cette insertion supérieure; en effet, en allant de dedans en dehors et d'avant en arrière, l'aponévrose se fixe :

1° A la face inférieure des racines moyenne et postérieure de la grande aile du sphénoïde, en dedans du trou ovale et du trou petit rond, en dehors de la fossette scaphoïde et des origines du péristaphylin externe qui sépare l'aponévrose de la trompe d'Eustache; pour bien voir l'insertion aponévrotique, il faut enlever entièrement la trompe cartilagineuse.

2° A la face interne de l'épine du sphénoïde tout près de sa base; on peut d'une façon presque constante faire glisser l'aponévrose

sur la face interne de l'épine, et dans de nombreux cas on voit la corde du tympan oblique en bas en avant, recouverte par l'aponévrose ou comprise dans un dédoublement, croiser la face interne de l'épine. Il faut insister sur l'insertion de l'aponévrose *en dedans* de l'épine du sphénoïde, et d'une façon constante en dedans du trou petit rond; signalons la position très variable de ce trou tantôt en avant et en dedans de l'épine du sphénoïde, tantôt au contraire en dehors d'elle, ou directement en dedans, ou même creusé dans l'épaisseur de l'épine.

3° L'aponévrose s'insère sur la branche antérieure de la scissure de Glaser (pétro-squameuse), puis sur la scissure proprement dite (tympano-squameuse); à ce niveau l'insertion aponévrotique est séparée du versant antérieur de l'os tympanal par une couche de tissu cellulo-graisseux fortement tassé.

Ce sont là dans leur ensemble les insertions données par Rouvière. Juvara ne prolonge pas les insertions en avant de l'épine du sphénoïde, et pour lui l'aponévrose s'insère sur la face antérieure de l'apophyse vaginale et sur l'épine du sphénoïde.

Trolard fait bien remonter l'aponévrose jusqu'à la base du crâne dans toute l'étendue de son bord supérieur, mais il donne des insertions toutes différentes et inexactes; pour lui « le bord supérieur s'insère sur l'apophyse vaginale du temporal (face antérieure et bord inférieur). Sa distinction et sa séparation d'avec la capsule postérieure de l'articulation temporo-maxillaire présentent certaines difficultés. Elle devient plus distincte au niveau de l'épine du sphénoïde à laquelle elle s'attache (en dehors); puis continuant son trajet elle s'insère sur une ligne, quelquefois crête, qui côtoie *en dehors* les trous petit rond et ovale, et enfin se fixe à l'extrémité supérieure de l'aile externe de la ptérygoïde. »

La force de l'insertion crânienne est très variable; d'une façon constante elle est faible dans le premier segment, c'est-à-dire entre la ptérygoïde et l'épine du sphénoïde; ce segment en effet répond à la zone criblée de l'aponévrose, que Rouvière a signalée à la partie supérieure et antérieure. Plus en dehors, la force de l'insertion est parfois très grande au niveau de l'épine du sphénoïde, d'où l'on voit se détacher des ligaments puissants; d'autres fois, mais plus

rarement, l'insertion se fait assez lâchement. Enfin dans la région glasérienne l'insertion est d'une façon constante assez résistante et en dehors elle se termine par un bord net souvent renforcé.

La ligne d'insertion a une direction assez variable suivant la disposition de l'épine du sphénoïde. Deux cas peuvent se présenter : ou bien l'épine ne fait pas saillie en dedans de la ligne d'insertion, ou bien au contraire elle fait une saillie plus ou moins marquée. Dans le premier cas la ligne d'insertion crânienne décrit une légère courbe à convexité interne et postérieure; elle peut même être presque rectiligne. Dans le deuxième cas le bord supérieur crânien de l'aponévrose décrit une double courbe, chaque courbe ayant une concavité interne. Cette deuxième disposition est beaucoup moins fréquente que la première, nous ne l'avons trouvée que 5 fois sur 17 pièces.

La forme et le volume de l'épine du sphénoïde sont essentiellement variables suivant les pièces; elles sont même souvent très différentes sur les deux côtés d'un même sujet. Il faut remarquer cependant que ni la forme ni le volume de l'épine n'influent sur sa saillie interne et que des épines très petites peuvent repousser fortement en dedans la ligne d'insertion de l'aponévrose, alors que cette ligne peut être presque droite en présence d'une épine très volumineuse.

Bien que cela ne nous intéresse pas immédiatement, nous signalerons ici les différents aspects de l'épine du sphénoïde. Tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, l'épine envisagée par sa face interne présente une forme triangulaire à base supérieure, à pointe inférieure plus ou moins rejetée en avant (12 fois sur 17 cas); tantôt le bord antérieur tombe presque vertical; tantôt c'est le bord postérieur au contraire qui présente cette direction; mais il est rare de rencontrer des cas où les 2 bords convergent l'un vers l'autre avec une même obliquité. Dans d'autres cas, l'épine du sphénoïde apparaît comme une lame quadrilatère présentant 2 bords horizontaux et deux bords verticaux (4 cas sur 17). Enfin une fois nous avons vu une épine du sphénoïde de forme très particulière; cette saillie formait une crête longue de 1 cent. 1/2, crête sans grand relief, 5 millimètres au plus à sa partie la plus haute, ayant sa

partie élevée en avant et venant mourir insensiblement en arrière sur le sphénoïde.

La hauteur et la longueur de l'épine du sphénoïde mesurée à sa base crânienne, quelle que soit sa forme, sont très variables. Comme hauteur, nous trouvons des chiffres variant de 4 millimètres à 1 cent. 5; comme longueur, des chiffres variant de 3 millimètres à 2 cent. 5. Il est impossible d'établir une moyenne, mais dans les cas les plus fréquents l'épine est haute de 6 à 8 millimètres et longue à sa base de 1 centimètre à 1 cent. 1/2.

Dans un cas, nous avons trouvé une lame osseuse prolongeant en avant l'épine du sphénoïde. Cette lame se détachait de l'angle antéro-inférieur de l'épine et, aplatie de dehors en dedans, allait se terminer sur le bord postérieur de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, empiétant sur son tiers supérieur et sur son tiers moyen. Cette lame osseuse haute de 1/2 centimètre à son origine se portait en avant en s'évasant, de telle sorte qu'elle mesurait 1 centimètre à son insertion ptérygoïdienne. Cette formation constitue, comme nous le verrons plus loin, un cas d'ossification du ligament de Civinini.

Bord postérieur. — Le bord postérieur de l'aponévrose tombe verticalement, c'est un bord libre tendu de la scissure de Glaser au bord postérieur de la branche montante du maxillaire inférieur. Il s'insère en haut sur l'extrémité externe de la scissure de Glaser immédiatement en arrière des insertions de la capsule de l'articulation temporo-maxillaire; les deux formations sont très rapprochées, presque au contact, mais on peut cependant toujours les séparer facilement. En bas le bord postérieur vient s'insérer d'une façon très nette sur le bord postérieur de la branche montante, à 1 centimètre au-dessus d'un plan horizontal passant par le bord inférieur du trou dentaire; on peut toujours limiter le champ d'insertion inférieur de ce ligament. Le bord postérieur de l'aponévrose est en effet un véritable ligament maxillo-glasérien qui renforce la partie externe de l'aponévrose; il est normalement très net et très résistant, formé de fibres verticales parallèles entre elles; une seule fois nous avons trouvé ce ligament très faible et chargé de graisse. Le bord postérieur de l'aponévrose limite, en dedans, la bouton-

nière fibreuse signalée par Juvara, boutonnière qui est limitée en dehors par la face interne de la capsule temporo-maxillaire.

Dans cette boutonnière, hiatus vertical, ovalaire, haute de 2 centimètres à 2 cent. 1/2, s'engagent des vaisseaux et des nerfs. Ce sont en allant de bas en haut : l'artère maxillaire interne, un plexus veineux, puis le nerf auriculo-temporal. Tous ces organes sont entourés d'une lame cellulo-graisseuse qui généralement présente une grande épaisseur et qui les masque entièrement, se poursuivant plus en arrière sur les vaisseaux. Cette gaine vasculaire est souvent plus développée sur la face interne que sur la face externe; normalement on peut la séparer facilement des deux lèvres de la boutonnière; dans quelques cas cependant elle adhère assez intimement à la face interne de la capsule pour que sa dissection soit rendue mal aisée. Trolard a vu cette gaine lorsqu'il dit : « L'aponévrose semble présenter un bord libre falciforme... Mais ce bord n'est pas libre, comme le pense Juvara ; un feuillet beaucoup plus mince s'y attache, enveloppant les vaisseaux et le nerf et va s'attacher aussi en arrière du col. »

Face interne. — La face interne est irrégulièrement quadrilatère, comme nous l'avons vu en étudiant le contour et l'insertion des bords. Cette face interne apparaît différente suivant les sujets; en effet elle est renforcée surtout à sa partie postérieure par des ligaments dont le nombre et le développement sont variables. D'une façon constante il existe un ligament qui sépare l'angle antéro-supérieur du reste de l'aponévrose (fig. 1, Pl. XXI et fig. 1, p. 442). Ce ligament est le ligament de Civinini; son attache postérieure se fait au niveau de l'épine du sphénoïde, de là par un trajet oblique en bas en avant il gagne une épine osseuse située sur le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen. Nous n'avons pas trouvé dans tous les cas le ligament disposé d'une façon absolument constante. Dans certains cas le ligament affecte la forme d'une bandelette, dans d'autres cas plus rares c'est une cordelette arrondie. Généralement assez résistant, il peut dans d'autres cas être à peine marqué et présenter un aspect graisseux, ou bien au contraire être formé de fibres brillantes et nacrées d'une grande solidité. Dans un cas nous

avons trouvé une disposition assez particulière : le ligament se présentait sous forme d'une bandelette dont les bords supérieur et inférieur étaient très forts, alors que la partie moyenne était beaucoup plus faible ; si bien que l'on pouvait presque décrire deux ligaments superposés, le ligament supérieur se fixant sur l'épine ptérygoïdienne classique, située sur le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen, et le ligament inférieur se fixant sur le sommet d'une seconde épine ptérygoïdienne située quelques millimètres au-dessous de la précédente. L'origine du ligament à la base du crâne se fait d'une façon un peu variable : dans la plupart des cas l'insertion se fait sur le bord antérieur de l'épine du sphénoïde ; cette insertion peut déborder soit sur le bord inférieur, soit sur la partie antérieure de la face interne de l'épine du sphénoïde ; beaucoup plus rarement l'insertion peut être reportée en arrière, et le ligament se fixe au bord postérieur de l'épine, s'appliquant ensuite sur sa face interne sans lui adhérer ; enfin, dans un certain nombre de cas, l'insertion n'est pas limitée au bord antérieur de l'épine, mais se prolonge en avant sur une longueur de 3 à 4 millimètres à la face inférieure de la grande aile ; c'est là une forme de passage qui conduit à l'insertion limitée uniquement à la face inférieure de la grande aile, à 4 ou 5 millimètres en avant de l'épine, le ligament se fixant là sur une surface plane sans aucun relief osseux.

L'insertion sur l'épine ptérygoïdienne est également un peu variable : tantôt l'épine est à peine marquée, tantôt au contraire elle est très proéminente, si proéminente dans certains cas que la longueur du ligament en est très réduite. L'insertion se fait à la pointe de l'épine ptérygoïdienne ; mais assez souvent elle se prolonge le long de son bord supérieur, et le ligament vient s'effiler par un trajet ascendant, sur le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde. Dans quelques cas plus rares, l'insertion s'effile sur la face interne de l'aile externe, en un prolongement falciforme qui se confond avec les insertions aponévrotiques du ptérygoïdien interne. Dans un cas l'aponévrose externe du péristaphylin externe envoyait une expansion qui, renforcée par quelques fibres musculaires, passait au-dessus du bord supérieur du ptérygoïdien interne,

gagnant la face externe de l'épine ptérygoïdienne, où elle se fixait en s'effilant sur le bord supérieur du ligament de Civinini.

Sur nos 17 pièces nous n'avons trouvé que dans un seul cas le ligament de Civinini ossifié; il existait, se détachant de l'angle antéro-inférieur de l'épine du sphénoïde, une lame osseuse de un demi-centimètre de haut, qui allait en s'évasant se continuer avec le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde vers sa partie moyenne; cette lame osseuse avait 1 centimètre de haut à sa base.

Nous avons vu que le ligament ptérygo-épineux a été signalé pour la première fois en 1835 par Civinini. Cet auteur considère d'abord le ligament comme inconstant; deux ans plus tard il insiste sur la constance de cette formation. Testut le décrit comme n'existant que dans 60 à 70 p. 100 des cas. Le ligament peut présenter des variations dont l'étude est intéressante au point de vue de son origine; dans un assez grand nombre de cas, le ligament est ossifié ; dans certains cas beaucoup plus rares, il est remplacé par une formation musculaire, le muscle ptérygo-épineux.

Fibreux, le ligament présente peu de variations; la duplicité a été signalée; Von Brunn en rapporte un cas; nous avons vu, sur une de nos pièces, une disposition presque semblable ; le même auteur signale un ligament haut de 10 millimètres, c'est presque là une aponévrose interptérygoïdienne et non plus un simple ligament.

La transformation charnue du ligament est plus rare. Le Double n'a pu en réunir qu'une vingtaine de cas, dont douze dus à Poland. Il faut du reste faire remarquer que si le ligament peut être remplacé par un muscle ptérygo-épineux, les deux formations peuvent coexister (Theile). Lorsque muscle et ligament existent en même temps, l'insertion postérieure du muscle est modifiée, et « son existence coïncide dans beaucoup de cas avec une absence ou un arrangement anormal du ligament sphéno-maxillaire. Tantôt il se fixe à la fois à l'épine du sphénoïde et à la scissure de Glaser, tantôt exclusivement à la scissure de Glaser, soudé au ligament sphéno-maxillaire ou relié par un tissu cellulaire plus ou moins dense à ce ligament atrophié, et inséré lui aussi seulement à la scissure de Glaser » (Le Double).

L'ossification du ligament est beaucoup plus fréquente et plus intéressante. Von Brunn trouve le ligament ossifié 21 fois sur 406 crânes, 3 fois l'ossification portant sur les deux côtés et, sur un certain nombre de pièces, on voyait une suture osseuse, séparant la partie dépendant de la ptérygoïde, de la partie dépendant de l'épine du sphénoïde. 75 fois Von Brunn a vu des épines osseuses sur la ptérygoïde et sur l'épine du sphénoïde, épines représentant un certain degré d'ossification du ligament. Grosse, examinant 1 000 crânes, n'a trouvé que 17 cas d'ossification, et un seul crâne présentant l'ossification des deux côtés; 20 fois des épines osseuses indiquaient un début ou plutôt un reste d'ossification. D'après Testut, l'ossification se voit dans 3 p. 100 des cas.

Sur nos 17 pièces nous n'avons trouvé qu'un cas d'ossification. Nous avons examiné 94 crânes appartenant à la collection de l'École pratique et nous avons trouvé 6 fois le ligament de Civinini ossifié entièrement; dans un certain nombre de cas il existait des prolongements osseux, dépendant soit de l'aile externe de la ptérygoïde, soit de l'épine du sphénoïde qui indiquaient un reste d'ossification du ligament. 5 fois le prolongement osseux dépendait de la ptérygoïde, 6 fois de l'épine du sphénoïde, 5 fois une saillie antérieure et une saillie postérieure existaient en même temps; et un des crânes présentait cette disposition des 2 côtés. Schmidt a déjà signalé l'existence de ces épines osseuses. Nous avons pu faire l'étude de 3 602 crânes appartenant aux collections de l'École et de la Société d'Anthropologie de Paris[1]; nous avons constaté 164 fois l'ossification du ligament de Civinini, c'est-à-dire dans 4,55 p. 100 des cas. 236 fois il existait une épine osseuse ptérygoïdienne indiquant l'ossification de la partie antérieure du ligament, c'est-à-dire dans 6,55 p. 100 des cas. 287 fois il existait une épine osseuse postérieure, c'est-à-dire dans 7,96 p. 100 des cas. Nous avons cherché la fréquence de l'ossification du ligament suivant les races. Chez les blancs sur 3 016 crânes 140 cas de ligament ossifié (4,64 p. 100), 210 cas d'épine antérieure (6,96 p. 100), 245 cas d'épine postérieure (8,12 p. 100). Chez les jaunes sur 171 crânes 9 cas de liga-

1. Nous tenons à remercier M. le Dr Hervé et M. le Dr Manouvrier, à l'obligeance desquels nous devons d'avoir pu examiner ces collections.

ment ossifié (5,26 p. 100), 5 cas d'épine antérieure (2,97 p. 100), 14 cas d'épine postérieure (8,18 p. 100). Chez les noirs sur 266 crânes 8 cas de ligament ossifié (3 p. 100), 6 cas d'épine antérieure (2,25 p. 100), 7 cas d'épine postérieure (2,63 p. 100). Chez les rouges sur 89 crânes 3 cas de ligament ossifié, 8 cas d'épine antérieure et 9 cas d'épine postérieure. Sur 19 crânes de métis divers nous n'avons trouvé ni ligament ossifié, ni épine antérieure et seulement 2 fois une épine postérieure. Dans la population dravidienne, sur 41 crânes il y avait 4 ligaments de Civinini ossifiés, 7 épines antérieures et 10 épines postérieures. (Voir le tableau, à la fin de l'article.)

Les variations du ligament ptérygo-épineux peuvent être expliquées si on envisage, comme l'ont fait Von Brunn et Grosse, l'anatomie comparée; chez les singes supérieurs la disposition est absolument semblable à celle que l'on trouve chez l'homme; chez les singes inférieurs de l'ancien monde, le ligament est ossifié d'une façon constante; le trou ptérygo-épineux semble donc bien représenter les restes d'un canal osseux, disparu chez les anthropoïdes et chez l'homme. Il ne faut citer que pour mémoire la théorie finaliste de Civinini, qui, frappé par la disproportion existant entre le trou ptérygo-épineux et le volume des vaisseaux et nerfs ptérygoïdiens internes qui y passent, émettait l'hypothèse que le ligament n'existait que pour protéger la trompe et les vaisseaux et nerfs ptérygoïdiens, contre les pulsations de la maxillaire interne et les contractions du ptérygoïdien externe.

La partie de l'aponévrose située au-dessus et en avant du ligament de Civinini constitue une région nettement séparée du reste de la formation et très différente par son aspect. Cette région est d'étendue variable, suivant que le ligament s'insère plus ou moins en avant et que l'épine ptérygoïdienne est située plus ou moins bas. Elle mesure dans la majorité des cas 2 centimètres de long. — Von Brunn donne à cette région une longueur de 10 millimètres en moyenne, mais il signale les cas où elle n'est longue que de 2 à 4 millimètres; c'est alors, comme nous l'avons déjà signalé, que le ligament vient s'insérer en avant de l'épine du sphénoïde,

se prolongeant en arrière jusqu'à elle ou ne l'atteignant pas.

La forme de cette région est à peu près constante; c'est une surface falciforme ou en demi-cercle, limitée en haut par la base du crâne.

L'aspect de cette région est très particulier : c'est un véritable fascia cribriformis, d'une très grande minceur, laissant parfois apercevoir par transparence les organes sous-jacents, et notamment le tronc du nerf maxillaire inférieur; de très nombreuses veines passent par les orifices du fascia et sur les pièces où les veines ont été injectées, une coupe, passant au ras de l'aponévrose, montre les vaisseaux absolument au contact les uns des autres. Avec les veines on voit dans la zone sus-jacente au ligament de Civinini passer des artères et un nerf. Le nerf est le tronc commun qui va se diviser pour innerver le ptérygoïdien interne, le péristaphylin externe et le muscle du marteau. Le tronc naissant en avant et en dehors de l'aponévrose la perfore au-dessus du ligament de Civinini et croise ensuite la face interne du ligament. Immédiatement après son passage au travers de l'aponévrose, le nerf se divise en ses trois branches : deux grêles pour le péristaphylin externe et le muscle du marteau, une assez grosse pour le ptérygoïdien interne; dans quelques cas rares nous avons trouvé le nerf divisé avant sa traversée au niveau de la zone cribriforme. Le nerf du ptérygoïdien interne aborde le bord postéro-supérieur du muscle à 2 centimètres environ de l'extrémité supérieure de ce bord, au point où cessent les lames aponévrotiques qui tapissent les deux faces du muscle. Dans l'épaisseur du muscle, le nerf se dirige presque verticalement en bas, très légèrement en arrière; cheminant dans le plan de clivage qui sépare les deux faisceaux du muscle, il atteint ainsi le faisceau qui se détache de l'apophyse pyramidale du palatin; le nerf donne un filet spécial pour ce faisceau. Par ses deux faces le nerf a sur son trajet donné des filets pour les deux plans du muscle. Cette disposition est à peu près constante; dans quelques cas cependant il n'y a pas de rameau propre pour le petit faisceau palatin du muscle.

Une artère assez volumineuse, unique en général, émerge hors de l'aponévrose en avant du nerf du ptérygoïdien interne; dans

quelques cas cependant on aperçoit une seconde artère ptérygoïdienne qui émerge de l'aponévrose en avant de la précédente; plus grêle, elle va se perdre dans la partie supérieure du bord postéro-supérieur du muscle; quelquefois cette artère accessoire ou une branche de la ptérygoïdienne proprement dite, se porte en avant et descend sur la face externe du muscle, le pénétrant plus ou moins bas. Dans un seul cas nous avons vu le nerf lingual perforer le fascia cribriformis et passer en dedans du ligament de Civinini, recevant la corde à ce niveau; le nerf pénétrait ensuite immédiatement dans l'épaisseur de l'aponévrose. Il faut faire remarquer que ce cas répond à la pièce où le ligament de Civinini était ossifié.

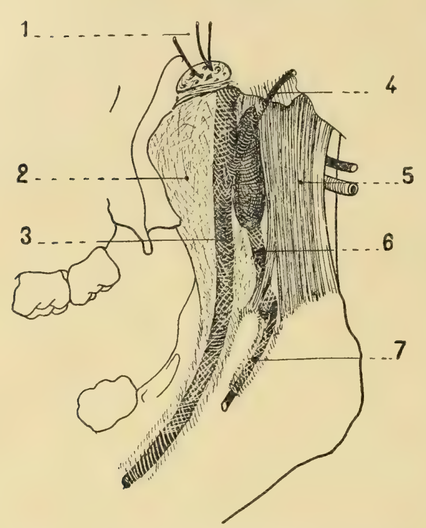


Fig. 1. — L'aponévrose interptérygoïdienne (variété la plus fréquente), vue par sa face interne. — 1. Les nerfs du ptérygoïdien interne, du péristaphylin externe et du muscle du marteau, perforant la zone criblée de l'aponévrose au-dessus du ligament de Civinini. — 2. La partie antérieure faible de l'aponévrose. — 3. Le nerf lingual vu par transparence au travers de l'aponévrose. — 4. La corde du tympan qui croise l'épine du sphénoïde, puis l'amas graisseux encapsulé avant de se jeter sur le lingual. — 5. La partie postérieure renforcée de l'aponévrose, ligament sphéno-maxillaire, et ligament maxillo-glasérien, le ligament sphéno-maxillaire est plus épais. — 6. Le nerf dentaire inférieur vu par transparence. — 7. Le nerf du mylo-hyoïdien masqué par un prolongement aponévrotique.

Tout le segment de l'aponévrose situé au-dessous et en arrière du ligament de Civinini se présente un peu différemment suivant les cas. Le plus souvent (fig. 1), on peut diviser tout ce segment en deux régions tout à fait différentes : une région postérieure et une région antérieure. Ces deux régions sont d'étendue à peu près égale. La région postérieure est représentée par un plan fibreux; ce plan se fixe à la base du crâne, depuis l'épine du sphénoïde jusqu'à l'extrémité externe de la scissure de Glaser; en bas la limite de ce plan fibreux répond à l'extrémité postérieure du bord inférieur de l'aponévrose, depuis le bord postérieur de la branche montante jusqu'à la partie postérieure du canal dentaire.

Dans ce plan on peut reconnaître, à sa partie antérieure, un ligament triangulaire à sommet supérieur. Ce ligament, quelquefois brillant et nacré, se fixe en haut à la partie postérieure de l'épine du sphénoïde; presque vertical ou légèrement oblique en bas en arrière, il va s'insérer en s'épanouissant à la branche montante, confondant son insertion avec celle de l'aponévrose depuis le bord postérieur de la branche montante jusqu'au bord postérieur du trou dentaire. En arrière de ce ligament la zone fibreuse est un peu moins épaisse : c'est le ligament maxillo-glasérien qui limite en dedans la boutonnière rétro-condylienne, ligament que nous avons vu et dont nous avons décrit les diverses modalités en étudiant le bord postérieur de l'aponévrose. Tout ce segment aponévrotique ne représente en somme que le ligament sphéno-maxillaire dont Sappey avait déjà indiqué les insertions « à l'épine du sphénoïde et à toute l'étendue de la scissure de Glaser », et dont Poirier indique les limites vagues : « C'est artificiellement qu'on taille ce ligament »;... « En fait le nom d'aponévrose interptérygoïdienne conviendrait mieux à cette lame aponévrotique que rien n'autorise à considérer comme un ligament articulaire. »

La région antérieure de l'aponévrose est de forme quadrilatère; elle est située au-dessous du ligament de Civinini; en arrière elle est limitée par le bord antérieur du ligament vertical que nous avons vu tout à l'heure dans la zone postérieure; en bas cette région s'arrête au bord inférieur de l'aponévrose, dans tout le segment situé en avant de l'orifice d'entrée du canal dentaire, jusqu'à l'angle entre le bord inférieur et le bord antérieur; en avant elle répond au bord antérieur de l'aponévrose depuis la partie moyenne de la ptérygoïde jusqu'à l'angle inférieur.

Toute cette région antérieure peut, dans le plus grand nombre de cas, être divisée en deux zones par une ligne courbe à concavité antérieure et inférieure, qui la coupe en diagonale depuis son angle antérieur et supérieur jusqu'à son angle postérieur et inférieur. Le triangle postérieur et supérieur (limité par le ligament de Civinini, le ligament vertical, et cette ligne courbe) présente une assez grande épaisseur, masquant encore les organes sous-jacents, et en particulier le nerf dentaire inférieur que l'on aperçoit

rarement. Le triangle antérieur est remarquablement mince, c'est une zone pellucide sur la presque totalité des pièces; dans cette région on aperçoit le nerf lingual recouvert par la très mince aponévrose et qui se porte en bas en avant, venant longer le bord antérieur de l'aponévrose depuis le bord inférieur de la ptérygoïde jusqu'à l'angle antérieur et inférieur. A la jonction des deux zones en haut et en arrière, existe une région d'un aspect tout particulier; cette région, d'étendue plus ou moins grande, de direction verticale, a toutes les apparences d'une bourse séreuse; il faut faire remarquer que cette région se trouve située au point où le bord postéro-supérieur du ptérygoïdien interne croise à quelque distance la face inférieure du ptérygoïdien externe. En réalité ce n'est pas là une bourse séreuse, mais il existe à ce niveau un peloton graisseux encapsulé.

En résumé, l'aponévrose vue par sa face interne présente : un segment antérieur et supérieur, véritable fascia cribriformis situé au-dessus du ligament de Civinini; un segment postérieur épais et fibreux, où l'on peut décrire un ligament sphéno-maxillaire; un segment antérieur et inférieur, ferme en arrière, celluleux en avant, et qui laisse deviner vers sa partie supérieure un amas graisseux encapsulé.

Par transparence au travers de cette aponévrose on peut apercevoir des nerfs; le lingual, toujours visible dans la zone celluleuse antérieure, reçoit la corde du tympan, qui dans la très grande majorité des cas croise oblique en bas et en avant la face interne de l'épine du sphénoïde, puis disparaît, masqué par l'amas graisseux, avant de venir se jeter dans le lingual. La corde cependant, dans un assez grand nombre de cas, émerge non en arrière, mais en avant de l'épine du sphénoïde. Quant au dentaire inférieur, on l'aperçoit beaucoup plus rarement; il est masqué soit par la zone fibreuse postérieure, soit par la partie postérieure résistante de la zone antérieure et inférieure. Rarement par la face interne on aperçoit des artères par transparence; une fois nous avons vu le nerf lingual longé dans sa moitié inférieure par une artère; une autre fois on apercevait, au travers de la zone postérieure uniforme, une artère ascendante qui montait vers la scissure de Glaser (probablement il s'agissait de l'artère tympanique).

On peut, dans quelques cas, relever de légères variations dans ce type d'aponévrose; c'est ainsi que le ligament de Civinini peut envoyer par son bord inférieur quelques fibres de renforcement au ligament sphéno-maxillaire, ou bien soit la zone antéro-inférieure, soit la zone maxillo-glasérienne peuvent être chargées de graisse; enfin sur quelques pièces toute la zone postérieure était parcourue par des cordelettes fibreuses, verticales, saillantes, allant de l'insertion crânienne jusqu'à l'insertion maxillaire. Une variation plus importante est représentée par l'absence de l'amas graisseux; nous n'avons remarqué l'absence complète de cet amas que sur une seule pièce. Dans tous les autres cas, il existait plus ou moins net et plus ou moins développé.

A côté de ce type d'aponévrose il en existe un autre que nous n'avons rencontré que 4 fois sur 17 pièces (fig. 1, Pl. XXI). Le segment postérieur de l'aponévrose n'est pas uniforme; on peut, outre le ligament maxillo-glasérien, distinguer deux autres ligaments. Un ligament postérieur est identique à celui que nous avons vu dans la première variété, c'est-à-dire qu'il naît aplati de la partie postérieure de l'épine du sphénoïde, et qu'il descend en s'épanouissant se fixer à la face interne de la branche montante, entre le bord postérieur de l'os et l'orifice d'entrée du canal dentaire. Le second ligament est en avant du précédent, il naît au même point, juste en avant de lui, ou bien il est recouvert par lui; dans un cas même, les deux ligaments étaient fusionnés et ne se séparaient que 2 centimètres environ au-dessous de la base du crâne. Quoiqu'il en soit de l'origine, le ligament aplati transversalement descend oblique en bas en avant, et va s'insérer en s'épanouissant à la base de l'épine de Spix, après avoir tapissé sa face interne. Entre les deux ligaments l'aponévrose brillante présente une forme triangulaire à sommet supérieur; elle masque là le nerf dentaire inférieur. Ce n'est en somme là que la description que Sébileau donne comme constante. Cet auteur divise en effet le ligament sphéno-maxillaire, ou long ligament latéral interne de Morris, en deux faisceaux : un qui se fixe à la lingula; un autre plus superficiel par rapport à l'articulation, et plus large que le précédent, et qui va se fixer à la face

interne de la branche montante depuis le bord postérieur jusqu'au sillon mylo-hyoïdien. Dans cette variété comme dans la précédente il existe un amas graisseux encapsulé en avant de la région postérieure. Cet amas s'étend en général entre le ligament qui gagne l'épine de Spix en arrière, le ligament de Civinini en haut, le nerf lingual en avant; en bas il atteint à peu près la moitié de la hauteur de l'aponévrose.

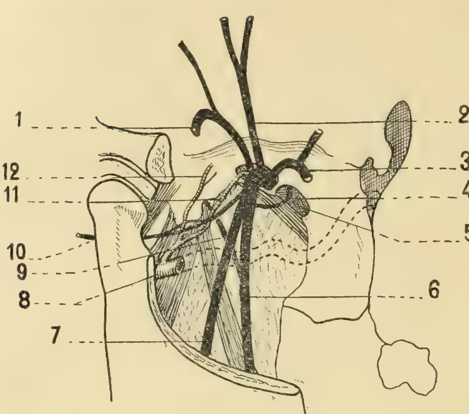


Fig. 2. — L'aponévrose interptérygoïdienne vue par sa face externe après dissection des divers plans cellulo-aponévrotiques qui la masquent. Le maxillaire inférieur est subluxé en arrière. — 1. Le nerf massétérin. — 2. Le nerf temporal profond moyen, qui se divise en deux branches. — 3. Le nerf buccal. — 4. Le nerf du ptérygoïdien interne qui perfore la zone criblée de l'aponévrose (5) au-dessus du ligament de Civinini. — 6. Le nerf lingual. — 7. Le nerf dentaire inférieur. — 8. L'artère maxillaire interne. — 9. La corde du tympan. — 10. Le nerf auriculo-temporal. — 11. L'artère petite méningée qui pénètre dans le trou ovale. — 12. L'artère méningée moyenne qui a passé dans la boutonnière du nerf auriculo-temporal.

Face externe (fig. 2, p. 446). — Si on envisage l'aponévrose par sa face externe, après dissection de tous les plans aponévrotiques et musculaires qui sont placés en avant d'elle, on la voit absolument semblable à ce qu'elle est lorsqu'on l'envisage par sa face interne. Cette préparation présente uniquement l'avantage de mettre en évidence le trou ovale et les organes qui s'y engagent; elle permet également de voir que les nerfs sont complètement isolables du plan de l'aponévrose.

Prolongement lingual (fig. 1, Pl. XXI et fig. 1, p. 442). — De l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne se détache un prolongement celluleux qui se porte en avant sur la face latérale de la langue; comme la face externe de la langue, ce prolongement est disposé obliquement en bas en dedans si on le considère sur une coupe transversale. Dans son ensemble la lame a un aspect celluleux, dans quelques cas elle est plus ou moins chargée de graisse, ce qui lui donne une plus grande épaisseur et masque en partie les organes compris à son intérieur. Le prolongement lin-

gual est falciforme, présentant une base plus ou moins haute répondant à l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne, angle sur lequel nous avons insisté plus haut. La pointe de la faux répond à la face interne du maxillaire inférieur à un centimètre et demi environ en arrière de la symphyse du menton. Le bord supérieur et externe est osseux, le bord inférieur et interne se fixe sur les couches musculaires qui forment la face externe de la langue, c'est-à-dire en arrière sur l'hyo-glosse, en avant sur le génio-glosse. Les dimensions du prolongement sont variables : dans la majorité des cas il a une hauteur de 2 centimètres environ, dans son tiers postérieur il s'effile progressivement en se portant en avant; sa hauteur diminue considérablement dans son tiers antérieur.

Le bord supérieur se fixe sur l'os, immédiatement au-dessus de la ligne mylo-hyoïdienne, et par conséquent des insertions du muscle mylo-hyoïdien; un peu en avant de son origine il passe au-dessous des insertions inférieures du ligament ptérygo-maxillaire; dans ses deux tiers antérieurs le bord supérieur s'écarte de la ligne mylo-hyoïdienne, se fixant dans la fosse osseuse sub-linguale, un peu au-dessous du bord supérieur de celle-ci. Dans la partie antérieure de ce segment sub-lingual le bord décrit une courbe à concavité supérieure, qui vient se terminer au niveau de la pointe à 1 centimètre et demi en arrière de la symphyse mentonnière.

Le bord inférieur du prolongement décrit dans son ensemble une grande courbe à concavité supérieure, il se perd sur le périmysium du muscle hyo-glosse; à la partie moyenne de ce muscle, il est facile de l'en détacher par de simples tractions répétées; plus en avant le bord inférieur se continue de la même façon avec le muscle génio-glosse, mais il lui adhère plus fortement, et il est malaisé de l'en détacher.

Le prolongement contient dans son épaisseur le nerf lingual; celui-ci pénètre dans la lame au niveau de sa base; à ce moment le nerf répond à la face interne du maxillaire à l'union du corps et de la branche montante; le nerf se porte ensuite en avant pour s'appliquer sur la face latérale de la langue, il se rapproche du bord inférieur de la lame celluleuse qu'il longe dans presque toute

son étendue. Dans la partie postérieure du prolongement le nerf, accompagné d'une artère d'origine variable, mais provenant souvent de la faciale, est seul compris dans cette gaine celluleuse. A l'union du tiers postérieur et des deux tiers antérieurs, le canal de Warthon pénètre dans le prolongement, et c'est dans les deux tiers antérieurs qu'il décrira sa courbe autour du nerf. Dans les deux tiers antérieurs le prolongement lingual s'épaissit considérablement; il contient alors non seulement le nerf, le canal de Warthon, et les vaisseaux qui les accompagnent, mais aussi la glande sublinguale. On pourrait envisager autrement la terminaison de cette lame celluleuse en disant qu'elle vient se confondre en avant avec la loge sublinguale.

La face externe du prolongement répond, dans son tiers postérieur, à la fosse osseuse sous-maxillaire dont elle est séparée par la glande elle-même; dans ses deux tiers antérieurs la face externe du prolongement est appliquée sur la face interne ou profonde du muscle mylo-hyoïdien, la partie supérieure de cette face externe répond à l'os au niveau de la fosse sublinguale, au-dessus de la ligne mylo-hyoïdienne.

La face interne du prolongement présente à étudier deux zones : une inférieure, qui est appliquée contre les muscles hyo-glosse et génio-glosse; une supérieure, qui répond au cul-de-sac muqueux alvéolo-lingual; nous avons vu qu'il était facile de détacher le prolongement du plan musculaire, par contre il est très difficile de le séparer de la face profonde de la muqueuse.

Si nous décrivons ici ce prolongement lingual, c'est qu'il nous a paru rattaché à l'aponévrose inter-ptérygoïdienne au niveau de l'angle antérieur et inférieur de celle-ci. Ce n'est en réalité que la lame celluleuse qui entoure le nerf lingual se prolongeant sur les faces latérales de la langue et jusqu'à la loge sub-linguale.

APONÉVROSE PTÉRYGO-TEMPORO-MAXILLAIRE

(Fig. 3, p. 449.)

Après section longitudinale de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne ou après dissection de tous les plans antérieurs, on aperçoit en

avant de cette lame interne une autre formation aponévrotique, la lame ptérygo-temporo-maxillaire. Cette seconde lame est beaucoup moins étendue que la première, c'est une bandelette quadrilatère à grand axe horizontal, dirigée obliquement en arrière et en dehors, haute de 1 cent. 5 à 2 centimètres en dedans, moins haute en dehors; elle est longue de 3 centimètres ou 3 cent. 5; elle

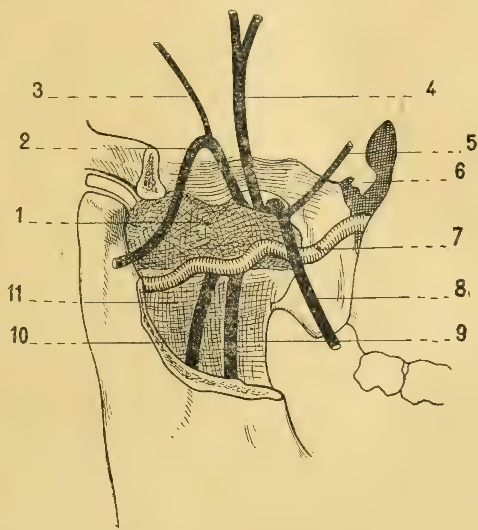


Fig. 3. — L'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire, vue par sa face antéro-externe. — 1. L'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire, la partie libre de son bord supérieur limite en bas le porus crotaphitico-buccinatorius, cette partie libre quelquefois renforcée est le ligament innominé de Hyrtl. — 2. Le nerf massétérin. — 3. Le nerf temporal profond postérieur. — 4. Le nerf temporal profond moyen qui émerge du porus de Hyrtl entre le tronc temporo-massétérin et le tronc temporo-buccal. — 5. Le nerf temporal profond antérieur qui passe au niveau du tubercule sphénoïdal. — 6. Le tubercule sphénoïdal. — 7. L'artère maxillaire interne qui va s'engager dans la fente ptérygo-maxillaire. — 8. Le nerf buccal qui croise la face superficielle de l'artère maxillaire interne; car l'artère était ici de variété profonde. — 9. Le nerf lingual. — 10. Le nerf dentaire inférieur. — 11. La face antérieure et externe de l'aponévrose interptérygoïdienne, sa partie inférieure n'est pas recouverte par l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire.

masque complètement la partie supérieure de la lame inter-ptérygoïdienne, elle laisse à découvert sa partie inférieure.

Le *bord antérieur* de la lame s'insère sur la moitié supérieure du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, immédiatement en dehors des insertions de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne ; les insertions sont du reste confondues à ce niveau.

Le *bord supérieur* se fixe à la base du crâne à la limite interne du plan sous-temporal, c'est-à-dire qu'il passera en dehors du trou

ovale; il s'étend depuis la ptérygoïde jusqu'à la racine transverse du zygoma. Dans la moitié postérieure l'insertion se fait par une ligne continue à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde jusqu'à l'extrémité postérieure du trou ovale, l'insertion passe là à 2 ou 3 millimètres en avant du trou petit rond. Dans la moitié antérieure et interne, le bord supérieur de la lame aponévrotique quitte le contact de l'os et se porte obliquement en bas en avant en dedans vers le bord postérieur de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, où il se fixe *au-dessus* de l'épine ptérygoïdienne, où nous avons vu se fixer le ligament de Civinini. Ainsi est limité un orifice ostéo-fibreux entre la base du crâne et le bord supérieur de la lame fibreuse; par cet orifice s'engagent le nerf temporo-buccal, le temporal profond moyen et le temporo-massétérin. Dans quelques cas, l'orifice ostéo-fibreux peut être divisé en deux parties par une dent aponévrotique allant s'insérer à la base du crâne, un orifice antérieur pour le temporo-buccal, un orifice postérieur pour le temporal profond moyen et le temporo-massétérin. Dans certains cas le bord inférieur de l'orifice postérieur peut être presque complètement ossifié, la partie toute antérieure de l'orifice restant seule fibreuse. Enfin dans un cas le nerf temporo-buccal ne passait pas dans l'orifice ostéo-fibreux; mais il perforait la lame aponévrotique près de son bord supérieur, passant dans un interstice triangulaire à base interne. La base est formée par le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, les bords supérieur et inférieur sont formés par deux languettes aponévrotiques, faisceaux écartés de l'aponévrose; le sommet externe répond à l'union de ces deux languettes.

Le *bord postérieur* de la lame externe est très peu étendu, il a à peine un demi-centimètre de haut, il va s'insérer sur la face interne du col du condyle du maxillaire inférieur, immédiatement en dedans des insertions du muscle ptérygoïdien externe sur la lèvre interne de la fossette osseuse. Quelques-unes de ses fibres supérieures se perdent sur la capsule. Nous verrons plus loin qu'une autre formation vasculaire vient s'insérer également à ce niveau; ses fibres supérieures se perdant sur la capsule.

Le *bord inférieur* de la lame externe est libre, il est déchiqueté

et irrégulier, il est croisé par l'artère maxillaire interne quand celle-ci est de variété profonde; le croisement se fait en X très allongé.

Le nerf dentaire inférieur apparaît au bord inférieur de la lame dans sa partie moyenne; dans un cas, le nerf formait une boutonnière qui entourait l'artère maxillaire interne.

Dans son ensemble la lame est mince et résistante, formée de fibres parallèles entre elles, étendues suivant le grand axe; le bord supérieur est plus net.

Cette lame ptérygo-temporo-maxillaire ne nous semble pas avoir été encore signalée. Il est probable que c'est l'isolement artificiel de la partie libre de son bord supérieur qui constitue le ligament généralement décrit sous le nom de ligament innominé de Hyrtl. Ce ligament part du bord postérieur ou de la face externe de l'aile externe de la ptérygoïde et gagne la face inférieure de la grande aile du sphénoïde. Poirier décrivant ce ligament le fait insérer en arrière à l'épine du sphénoïde, mais sur la figure il le montre avec une insertion normale. Le ligament peut dans certains cas être ossifié. Quelle que soit sa nature, il limite en bas le porus crotaphitico-buccinatorius de Hyrtl, dont la limite supérieure est formée par la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dehors du trou ovale; la grande aile est à ce niveau creusée d'une gouttière très nette, la gouttière crotaphitico-buccinatrice. Dans l'orifice ainsi formé s'engagent les trois nerfs temporaux, comme Hyrtl l'a représenté dès 1862. La configuration extérieure du porus est variable, Hyrtl l'a vu ossifié 4 fois sur 600 crânes; Von Brunn l'a trouvé ossifié 7 fois sur 406 crânes, 2 fois l'ossification portait sur les deux côtés. 120 fois des épines osseuses montraient un reste d'ossification. Sur 1 000 crânes Grosse a trouvé 9 orifices entièrement osseux; 3 fois la disposition était bilatérale; 5 fois des épines osseuses indiquaient l'orifice. Sur les 94 crânes appartenant à la collection de l'École pratique, que nous avons examinés, nous n'avons trouvé qu'une seule fois un orifice osseux entièrement fermé; 17 fois il existait des épines osseuses assez développées pour être considérées comme les vestiges d'un orifice osseux; 3 fois il n'existait qu'une épine antérieure, 8 fois une épine postérieure, 6 fois les deux épines existaient en même temps.

Sur les 3 602 crânes de l'École et de la Société d'anthropologie nous avons trouvé 77 fois le ligament ossifié (2,13 p. 100), 168 fois il existait une épine antérieure (4,66 p. 100) et 1 082 fois une épine postérieure (30 p. 100). Les cas où l'ossification existait complètement ou partiellement se divisaient ainsi. Chez les blancs, sur 3 016 crânes le ligament était ossifié 56 fois (1,85 p. 100), il y avait 130 épines antérieures (4,31 p. 100) et 828 épines postérieures (27,45 p. 100). Sur 171 crânes de jaunes, nous n'avons pas trouvé de ligament entièrement ossifié; l'épine antérieure existait 8 fois (4,67 p. 100) et l'épine postérieure 55 fois (32,16 p. 100). Chez les nègres, sur 266 crânes le ligament était ossifié 13 fois (4,88 p. 100), l'épine antérieure existait 12 fois (4,51 p. 100) et l'épine postérieure 125 fois (47,03 p. 100). Chez les rouges, sur 89 crânes un ligament ossifié, 6 épines antérieures et 36 postérieures. Sur 19 crânes de métis divers, un ligament ossifié, 5 épines antérieures, 11 épines postérieures. Dans la population dravidienne, sur 41 crânes 6 ligaments ossifiés, 7 épines antérieures et 27 postérieures.

Nous avons vu que dans l'orifice passent normalement les trois nerfs temporaux, temporo-buccal, temporal profond moyen, temporo-massétérin. Hyrtl signale un cas où le nerf massétérin ne passait pas dans le porus. Ce nerf naissait directement du tronc du maxillaire inférieur, avant son épanouissement; il passait au-dessous de l'orifice alors que le temporal profond postérieur passait dans l'orifice. Von Brunn a pu voir l'orifice osseux divisé une fois en deux canaux et une autre fois en trois canaux; ce fait doit être rapproché de la disposition que nous avons rencontrée, une dent aponévrotique détachée du ligament gagnait la base du crâne et divisait l'orifice ostéo-fibreux en deux régions : une antérieure, pour le temporo-buccal, une postérieure pour le temporal profond moyen et le temporo-massétérin. La valeur de ce ligament est en tout semblable à celle du ligament de Civinini. Von Brunn, Grosse, Weber l'ont étudié dans la série animale. Ces auteurs ont constaté que chez les anthropoïdes, la disposition était la même que chez l'homme, alors que chez les petits singes il existait un porus crotaphitico-buccinatorius osseux. Chez les petits singes, l'aile externe de la ptérygoïde se prolonge loin en arrière, masquant le

trou ovale, et c'est à la racine de cette aile externe que se trouve creusé l'orifice qui laisse passer la branche alisphénoïdienne du maxillaire inférieur. Chez *Macacus rhesus*, nous avons trouvé cet orifice osseux divisé en plusieurs loges; le fait a déjà été signalé par Weber.

Une fois, sur le crâne d'une jeune femme de dix-neuf ans, nous avons trouvé cette disposition (constante chez les singes inférieurs). Du côté gauche l'aile externe de la ptérygoïde se prolongeait assez loin en arrière, masquant le trou ovale, en dehors duquel elle s'étendait. La base de cette aile externe était perforée par un orifice de grande dimension en tout comparable à celui signalé chez les singes; cet orifice unique était prolongé en dehors par la gouttière crotaphitico-buccinatrice. Du côté droit, où l'aile externe était moins développée, il existait deux épines très nettes indiquant un reste d'ossification du ligament innominé de Hyrtl. Nous avons du reste trouvé cette disposition simiesque 8 fois sur les 3 602 crânes que nous avons examinés. On peut donc trouver toutes les transitions depuis la disposition simiesque jusqu'à la disposition qui existe normalement chez l'homme, c'est-à-dire absence complète de pont osseux et d'épines nettement marquées, et seulement le bord supérieur de l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire épaissi formant ligament.

Rapport des aponévroses avec les vaisseaux et les nerfs.

L'aponévrose interptérygoïdienne et la lame ptérygo-temporo-maxillaire sont séparées par un certain intervalle. En *dedans* elles sont au contact prenant une insertion commune au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde. *En dehors* elles sont largement écartées, la lame antérieure se porte en effet beaucoup moins fortement en arrière et en dehors que la lame postérieure, elle se rapproche plus de la direction transversale. *En haut* toute la largeur du trou ovale sépare les 2 lames. *En bas* l'espace compris entre les lames est d'autant plus grand que l'on se porte plus en dehors.

Dans cet espace interaponévrotique on aperçoit le nerf maxillaire

inférieur, ses branches terminales, et un certain nombre des collatérales de l'artère maxillaire interne (fig. 4, p. 454).

Le nerf maxillaire inférieur se divise 4 ou 5 millimètres environ après sa sortie du trou ovale; nous avons vu qu'on pouvait l'apercevoir dans certains cas au travers de la fosse criblée sus-jacente au ligament de Civinini; ses branches terminales vont toutes rapidement sortir de l'espace qui sépare les deux lames aponévrotiques. Le nerf du ptérygoïdien interne s'engage en arrière au travers de la zone criblée. Nous avons vu comment il se comportait. Les nerfs temporaux passent au-dessus du bord supérieur de la lame aponévrotique externe, nous venons de le voir. Il nous reste à envisager la façon dont se comportent le lingual, le dentaire inférieur et l'auriculo-temporal. Le lingual, le dentaire inférieur et l'auriculo-temporal sont normalement en dehors du ligament ptérygo-épineux, le fait a été signalé par Civinini lui-même, dès 1835. Il existe cependant quelques exceptions. La Société anatomique anglaise a réuni 104 pièces; 92 fois les deux nerfs passaient en dehors du ligament, 12 fois le lingual et le dentaire inférieur passaient en dedans du ligament. Nous avons vu plus haut que dans un cas nous avons trouvé le nerf lingual en dedans du ligament de Civinini, le nerf dentaire restant en dehors ; il

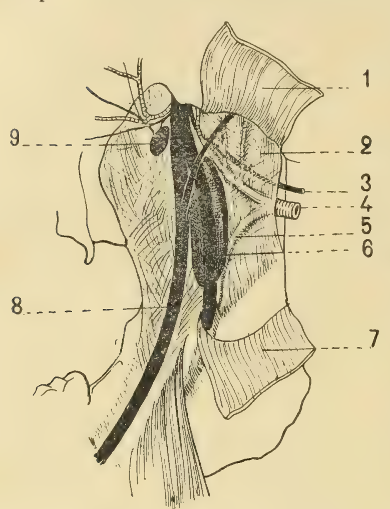


Fig. 4. — L'aponévrose interptérygoïdienne a été incisée transversalement et les deux lambeaux sont écartés (1 et 7). On n'aperçoit pas la lame ptérygo-temporo-maxillaire, en arrière elle est masquée par un repli de la gaine vasculaire qui accompagne les branches ascendantes de l'artère maxillaire interne, en avant elle est masquée par une couche de tissu cellulaire. — 1. Le lambeau supérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 2. Repli de la lame vasculaire accompagnant les branches ascendantes de la maxillaire interne. — 3. Le nerf auriculo-temporal. — 4. L'artère maxillaire interne. — 5. L'artère dentaire inférieure accompagnée d'une lame celluleuse. — 6. Le nerf dentaire inférieur entouré de son manchon cellulo-graisseux, ce manchon est incisé verticalement. — 7. Le lambeau inférieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 8. Le nerf lingual. — 9. Le ganglion otique (déplacé et attiré en avant), au-dessus de lui le tronc commun des nerfs du ptérygoïdien interne, du péristaphylin externe et du muscle du marteau, accompagné de l'artère ptérygoïdienne.

s'agissait du reste d'une pièce où le ligament était ossifié. Aussitôt après avoir croisé la face interne du ligament ossifié, le nerf lingual pénétrait dans l'épaisseur de l'aponévrose. Cunéo donne le nerf lingual et le nerf dentaire inférieur comme normalement séparés par le ligament de Civinini; le fait est du reste représenté sur les figures de Calori. Il est une disposition qui peut prêter à confusion : en effet Henle a décrit un petit ligament ptérygo-pétreux (von

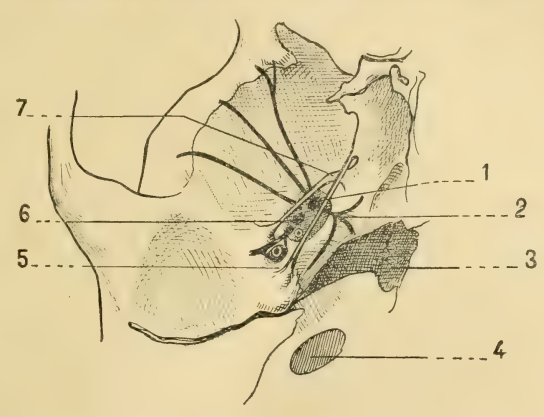


Fig. 5. — Vue inférieure de la base du crâne et rapports des nerfs avec les ligaments de Hyrtl et de Civinini. On ne voit pas le tronc du maxillaire inférieur déjà divisé, ce qui fait que les différents nerfs semblent sortir isolément du trou ovale. — 1. Le ligament ptérygo-épineux de Civinini, qui est situé au-dessous du trou ovale. La presque totalité du trou ovale est en dehors du ligament. — 2. Le tronc nerveux commun du ptérygoïdien interne, péristaphylin externe, muscle du marteau, passant *au-dessus* du ligament de Civinini. — 3. Le trou déchiré antérieur. — 4. Le trou carotidien. — 5. L'artère méningée moyenne pénétrant dans le trou petit rond, après avoir traversé la boutonnière du nerf auriculo-temporal (le trait est un peu trop en arrière). — 6. Le nerf dentaire inférieur ayant en arrière et en dedans de lui l'artère petite méningée, le nerf lingual est en avant du dentaire. Les trois organes sont *entre* les deux ligaments. — 7. Le ligament innominé de Hyrtl inséré en avant sur une épine ptérygoïdienne, et en arrière sur une épine osseuse à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde. Le ligament affleure le bord externe du trou ovale, il transforme en canal la gouttière osseuse qui prolonge en dehors le trou ovale. C'est le porus de Hyrtl dans lequel passent les trois nerfs temporaux.

Brunn le dit ptérygo-épineux) qui cloisonne le trou ptérygo-épineux; lorsqu'il existe, ce ligament peut séparer le dentaire inférieur et le lingual.

En résumé (fig. 5, p. 455), le lingual et le dentaire inférieur sont compris entre deux aponévroses, une antérieure et externe, une postérieure et interne; dans chacune de ces aponévroses, on peut tailler un ligament : ligament de Civinini en arrière et en dedans, il est situé au-dessous du bord *interne* du trou ovale; ligament de Hyrtl en avant et en dehors, il est situé au-dessous du bord *externe*

du trou ovale. Le nerf du ptérygoïdien interne se porte en arrière et passe au-dessus du ligament de Civinini, dans le trou ptérygo-épineux. Les trois nerfs temporaux (temporo-buccal, temporal profond moyen, temporo-massétérin) se portent en avant et passent au-dessus du ligament de Hyrtl, qui convertit en canal complet la gouttière creusée à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde, en dehors du trou ovale; c'est là le porus crotaphitico-buccinatorius de Hyrtl; un troisième ligament peut venir compliquer la disposition, c'est le ligament de Henlé situé entre les deux précédents. Lorsqu'il existe, il peut séparer le nerf lingual du dentaire inférieur, les deux nerfs étant à cheval sur lui. Sur 3 602 crânes nous avons trouvé 6 fois ce ligament ossifié, en même temps que le ligament de Civinini. Si on met à part le ligament de Henlé, cette disposition est la règle et les exceptions sont peu nombreuses.

Le lingual, d'abord accolé au dentaire inférieur, se sépare de lui, se plaçant en avant et en dedans de lui; le lingual est à nu entre les deux lames, aucune couche celluleuse ou graisseuse ne le masque; le nerf repousse même un peu en avant la lame externe et la déprime, la lame lui forme une demi-gouttière à concavité postérieure. Le dentaire inférieur, descendant en arrière et en dehors du lingual, est par contre entouré d'un manchon cellulo-graisseux, qui le cache entièrement sur toutes ses faces; la couche graisseuse est entourée d'une zone celluleuse tassée lui faisant enveloppe et limitant le manchon. La gangue cellulo-adipeuse commence en haut dès l'origine du nerf, c'est-à-dire dès le point où il se sépare du lingual, en bas elle s'étend jusqu'à un centimètre environ de l'orifice du canal dentaire; elle est donc presque entièrement située au-dessus et en arrière du muscle ptérygoïdien interne, débordant très peu sur sa face antérieure. La corde du tympan qui gagne le nerf lingual croise plus ou moins haut la face interne du dentaire inférieur et de son atmosphère cellulo-adipeuse. Le nerf auriculo-temporal, situé entre les deux lames, se porte comme elles en dehors en arrière, légèrement descendant dans son trajet; il atteint la boutonnière rétro-condylienne au-dessus de l'artère maxillaire interne. La boutonnière que le nerf forme pour entourer l'artère méningée moyenne ne nous a pas paru constante.

Le nerf auriculo-temporal n'est pas à nu dans la région, on ne le voit pas nettement comme on voit le lingual, soit après incision de l'aponévrose interptérygoïdienne, soit après incision de la lame ptérygo-temporo-maxillaire. Le nerf est masqué par un repli de la lame vasculaire qui accompagne l'artère maxillaire interne et ses branches collatérales; nous reviendrons sur ce point.

Un certain nombre de branches collatérales de l'artère maxillaire interne cheminent dans l'interstice qui sépare les deux lames aponévrotiques : la tympanique très grêle, la méningée moyenne et la petite méningée, les deux dernières ascendantes et obliques en avant vers le trou petit rond et le trou ovale. Le tronc même de la maxillaire interne n'est à aucun moment entre les deux lames aponévrotiques, il est sur un plan inférieur à la lame antérieure; il est tout à fait externe dans le cas de variété superficielle, appliqué contre la face interne de la branche montante; il est au-dessous de la lame ptérygo-temporo-maxillaire dans le cas de variété profonde, croisant en $\times$ très allongé la moitié externe de son bord inférieur pour se placer sur la moitié interne de la face antérieure de l'aponévrose. Le tronc artériel est entouré d'une gaine vasculaire, que nous verrons plus en détail; cette gaine se prolonge sur les branches collatérales, faisant des replis; un repli est donc situé entre les deux lames fibreuses, accompagnant les deux artères méningées, et *comprenant dans son épaisseur* le nerf auriculo-temporal, car ce nerf au niveau de la boutonnière rétro-condylienne est compris dans la gaine vasculaire du tronc artériel lui-même. Le repli vasculaire situé entre les deux lames aponévrotiques est de forme triangulaire; le sommet du triangle est au trou ovale ; la base est inférieure et répond au tronc même de la maxillaire interne; le bord interne tombe oblique en bas, en dehors en arrière, le long de l'artère petite méningée; le bord externe est oblique en bas en dehors sous-tendu par le nerf auriculo-temporal. La base du triangle ne s'arrête pas nettement; en effet, sur sa face inférieure, le tronc maxillaire interne donne à ce niveau l'artère dentaire, et la gaine de l'artère dentaire se continue sans limites nettes avec l'expansion supérieure de la gaine qui entoure les artères méningées. D'autre part l'artère dentaire est en arrière du nerf dentaire, elle ne

l'atteindra qu'à l'orifice du canal osseux, et là seulement la gaine de l'artère se fusionnera avec la gaine du nerf.

En résumé, entre les deux aponévroses nous trouvons trois régions d'aspect bien différent. En avant et en dedans la zone du

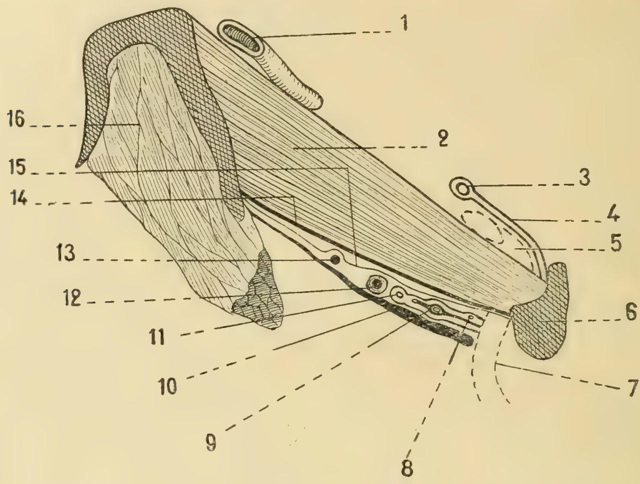


Fig. 6. — Coupe théorique montrant la disposition des aponévroses et leurs rapports avec les muscles, les vaisseaux et les nerfs. La coupe horizontale intéresse l'apophyse ptérygoïde, le muscle ptérygoïdien externe et le col du condyle du maxillaire. — 1. La partie terminale de l'artère maxillaire interne (variété superficielle) au moment où elle va s'engager dans la fente ptérygo-maxillaire. — 2. Le muscle ptérygoïdien externe. — 3. L'artère temporale profonde moyenne croisant la face antérieure du muscle. — 4. Repli de la lame vasculaire qui accompagne l'artère temporale profonde moyenne, et qui masque la moitié externe de la face antérieure du muscle ptérygoïdien externe contribuant à former sa loge. — 5. L'artère maxillaire interne au moment où elle apparaît à la face antérieure du muscle ptérygoïdien externe, elle est sur un plan inférieur. — 6. La section horizontale du col du condyle. — 7. L'artère maxillaire interne au moment où elle s'engage dans la boutonnière rétro-condylienne et passe sous le muscle ptérygoïdien externe. — 8. L'artère tympanique. — 9. L'artère méningée moyenne traversant la boutonnière du nerf auriculo-temporal. L'artère tympanique, l'artère petite méningée et l'artère méningée moyenne sont contenues dans un repli de la lame vasculaire, repli qui s'engage entre l'aponévrose interptérygoïdienne et l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire. — 10. L'aponévrose interptérygoïdienne, très épaisse en dehors (lig. sphéno-maxillaire et maxillo-glasérien), très mince en dedans. — 11. L'artère petite méningée dans le repli de la gaine vasculaire. — 12. Le nerf dentaire inférieur entouré de sa couche cellulo-graisseuse et compris entre l'aponévrose interptérygoïdienne et l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire. — 13. Le nerf lingual compris également entre les deux aponévroses et déprimant en avant l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire. — 14. La lame vasculaire interposée entre le muscle ptérygoïdien externe et l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire. — 15. L'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire. — 16. Le muscle ptérygoïdien interne coupé horizontalement.

lingual où le nerf chemine dans du tissu cellulaire; au milieu la zone du dentaire inférieur masqué par son atmosphère graisseuse; en dehors et en arrière la zone des branches artérielles (méningée moyenne, petite méningée, tympanique) et du nerf auriculo-

temporal, masqués par la gaine vasculaire dense et tassée (fig. 6, p. 458).

LAME VASCULAIRE (fig. 2, Pl. XXI et fig. 3, pl. XXII).

La troisième formation cellulo-fibreuse qui existe dans la région est une lame vasculaire. Cette lame est au point de vue de son origine en tout comparable aux autres lames vasculaires de l'économie, c'est-à-dire qu'elle est formée par un tissu cellulaire tassé autour des vaisseaux. Cette lame n'est vraiment bien développée qu'au niveau de la partie postérieure de la maxillaire interne ; la moitié postérieure du tronc de l'artère, quelle que soit sa variété, et les branches nées en arrière du ptérigoïdien externe ou à son bord inférieur drainent seules une lame dense, ce qui explique l'existence d'une large aponévrose masquant complètement la face antérieure des deux formations déjà vues. Au contraire les branches antérieures de la maxillaire interne et la moitié antérieure de son tronc sont en général dépourvues de toute gaine vasculaire, et la face antérieure et externe du ptérygoïdien externe serait complètement à découvert si une grosse branche collatérale, naissant en arrière ou au-dessous du ptérygoïdien externe, ne drainait un prolongement résistant qui masque la moitié externe de la face antérieure du muscle, en contribuant à former sa loge. Avant d'étudier ces gaines vasculaires, il est indispensable de connaître la disposition des vaisseaux.

Artère maxillaire interne.

L'artère maxillaire interne traverse la région, en affectant des rapports différents suivant sa variété : variété superficielle en avant du ptérygoïdien externe, variété profonde en arrière de lui. Cruveilhier donne les deux variétés comme également fréquentes. Poirier, Testut, signalent la variété superficielle comme plus répandue ; pour Sébileau c'est au contraire la profonde ; nous avons trouvé dans nos dissections exactement autant de cas de l'une et de l'autre variété.

L'artère pénètre dans la région en s'engageant dans la boutonnière rétro-condylienne signalée par Juvara; au-dessus d'elle se trouve un plexus veineux, puis plus haut encore le nerf auriculo-temporal; l'artère est située sur un plan nettement inférieur au col du condyle. Tous ces organes sont entourés d'une lame celluleuse qui généralement présente une grande épaisseur; nous avons vu plus haut que cette lame n'adhère en général que peu aux deux lèvres de la boutonnière, mais qu'elle peut cependant adhérer assez fortement à la face interne de la capsule. D'après Juvara, dans la moitié des cas on trouverait, au-dessous du col du condyle, une gouttière peu profonde, assez large, très visible si on examine le maxillaire par son bord postérieur. Cette gouttière serait déterminée par le passage de l'artère.

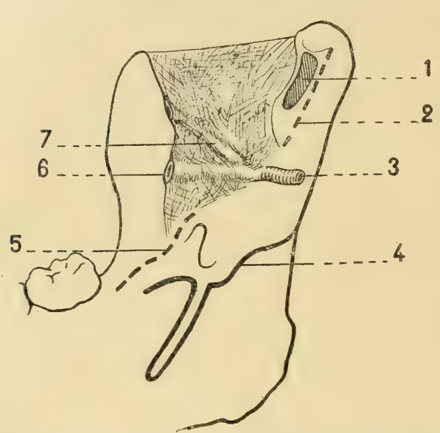


Fig. 7. — La lame fibreuse sagittale qui tapisse en bas la face interne de la branche montante et qui, en haut, contribue à former le septum sigmoïdal. — 1. Insertion du ptérygoïdien externe. — 2. L'insertion de la lame vasculaire. — 3. L'artère maxillaire interne de variété superficielle, elle chemine dans l'épaisseur de la lame fibreuse, au bord inférieur de l'échancrure sigmoïde. — 4. L'insertion de l'aponévrose interptérygoïdienne avec, en bas, son prolongement mylo-hyoïdien. — 5. L'insertion de la lame vasculaire; à sa partie moyenne, l'insertion de la lame vasculaire est confondue avec la lame fibreuse sagittale. — 6. L'artère maxillaire interne à sa sortie de la lame fibreuse sagittale. — 7. L'artère temporale profonde moyenne, née de la maxillaire interne dans l'épaisseur de la lame externe, et cheminant dans l'épaisseur de cette lame externe.

Variété superficielle. — Dans sa variété superficielle, l'artère dès qu'elle a franchi la boutonnière rétro-condylienne s'enfonce dans l'épaisseur d'une lame fibreuse sagittale qui tapisse la branche montante du maxillaire inférieur et qui se continue en haut formant le septum sigmoïdal (fig. 7, p. 460). L'artère chemine dans l'épaisseur de cette lame, en se portant obliquement en haut en avant; elle vient émerger au bord antérieur de la lame, dans un plan horizontal passant dans la majorité des cas juste au-dessous de l'échancrure sigmoïde; l'artère apparaît là au bord inférieur de l'extrémité externe du muscle ptérygoïdien externe. L'artère change de direc-

tion, elle se porte en dedans et en avant, se dirige vers la fente ptérygo-maxillaire et la tubérosité maxillaire, en reposant sur la face antéro-externe du ptérygoïdien externe. Nous n'insistons pas ici sur les sinuosités que décrit l'artère dans ce segment prémusculaire, nous dirons seulement que le plus souvent nous avons trouvé l'artère rectiligne dans la partie externe de cette région se portant obliquement en haut et en dedans, et que, au voisinage de l'apophyse ptérygoïde, elle décrit souvent une courbe brusque à concavité supérieure, qui la conduit à la partie supérieure de la fente ptérygo-maxillaire. C'est du reste là la disposition qui est représentée sur une planche du *Traité d'anatomie* de Poirier, Charpy et Nicolas (*Angeiologie*, fig. 183, p. 243, 3e édition, 1912).

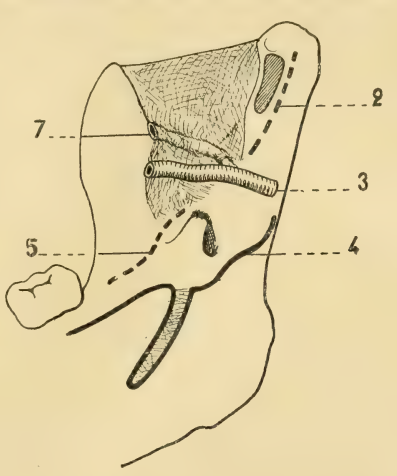


Fig. 8. — Rapports du tronc de la maxillaire interne avec la lame fibreuse sagittale dans le cas de variété profonde. — 3. L'artère est en dedans de la lame fibreuse et non dans son épaisseur. — 7. L'artère temporale profonde moyenne est seule dans l'épaisseur de la lame fibreuse. Les autres indications comme sur la figure. 7.

Variété profonde. — L'artère dès qu'elle a franchi la boutonnière rétro-condylienne ne s'enfonce pas dans l'épaisseur de la lame externe fibreuse, mais elle chemine en dedans d'elle (fig. 8, p. 461), changeant de direction en atteignant le muscle ptérygoïdien externe elle se porte en dedans et en avant, répondant par sa face postérieure à l'aponévrose interptérygoïdienne qui la masque lorsqu'on regarde par la face interne; l'artère croise le bord inférieur de l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire pour reposer sur sa face antérieure dans son segment interne. Dans tout ce trajet l'artère répond par sa face antérieure au ptérygoïdien externe. L'artère entre là en rapport avec le nerf dentaire inférieur et le nerf lingual; presque constamment l'artère passe à la face superficielle des deux nerfs; dans deux cas cependant nous avons trouvé une disposition un peu spéciale. Dans un de ces cas l'artère passait entre les deux

nerfs, profonde par rapport au dentaire, superficielle par rapport au lingual; dans l'autre cas l'artère s'engageait dans une boutonnière formée par le nerf dentaire inférieur, le nerf semblant formé de deux racines qui se réunissaient au-dessous de l'artère.

La maxillaire interne s'insinue entre les deux faisceaux du muscle ptérygoïdien externe pour gagner la fente ptérygo-maxillaire, en s'engageant dans le défilé musculaire elle quitte tout rapport avec les gaines cellulo-fibreuses. Dans son trajet rétro-musculaire, l'artère, entourée d'une gaine fibreuse, décrit souvent une double courbe; une première externe inconstante à concavité supérieure atteint le bord postérieur de l'apophyse ptérygoïde; les deux branches de la courbe sont très rapprochées, presque au contact; une deuxième courbe interne est constante, c'est une courbe à concavité supérieure qui contourne la face postérieure du muscle et s'insinue entre ses deux faisceaux pour gagner la face antérieure. Les deux branches de la seconde courbe mesurent chacune un centimètre de long en moyenne.

Dans son trajet l'artère affecte des rapports avec des veines et des nerfs. Nous n'insisterons pas sur la disposition de la veine maxillaire interne. Launay dans sa thèse ne cherche pas à préciser la fréquence d'une veine nettement individualisée : « Je ne sais dans quelle proportion se présentent les cas d'individualisation bien nette des vaisseaux et les degrés divers de confusion plexiforme. » Nous pouvons seulement dire que nous avons trouvé des plexus ptérygoïdiens bien développés pré- et rétro-ptérygoïdien externe, et que ces plexus non seulement communiquaient entre eux au travers du muscle, mais que de plus ils communiquaient avec des veines comprises entre les diverses lames aponévrotiques. Cette disposition plexiforme n'existait plus pour la partie toute postérieure de l'artère, c'est-à-dire pour son segment sagittal compris dans l'épaisseur de la lame fibro-périostique ou appliqué sur sa face interne suivant la variété. A ce niveau nous avons trouvé deux veines assez volumineuses qui ne tardaient pas à se placer au-dessus de l'artère; c'est à ce niveau qu'on les retrouve dans la boutonnière rétro-condylienne. Nous verrons plus loin que ces veines maxillaires internes proprement dites ne tirent pas uni-

quement leur origine du plexus ptérygoïdien, mais aussi des veines satellites d'une des grosses branches collatérales de l'artère maxillaire interne, la temporale profonde moyenne.

Le nerf temporo-buccal est le seul qui entre vraiment en rapports avec l'artère en avant des lames aponévrotiques. Les rapports sont différents suivant que l'on se trouve en présence de la variété superficielle ou de la variété profonde de l'artère.

Dans la variété superficielle (fig. 2, Pl. XXI), le nerf, après avoir donné en général deux rameaux au ptérygoïdien externe et avoir perforé le muscle entre ses deux faisceaux, apparaît à sa face superficielle au-dessus de l'artère; le tronc temporo-buccal appliqué sur le muscle croise la face postérieure de l'artère et se divise à son bord inférieur ou un peu au-dessous d'elle en ses deux branches terminales : le buccal et le temporal profond antérieur. Le buccal continue son trajet au-dessous de l'artère; le temporal profond antérieur se porte en haut, et s'insinue entre le ptérygoïdien externe en arrière, le tronc de l'artère en avant, il croise la face postérieure de l'artère un peu en avant et en dedans du tronc temporo-buccal. Dans un seul cas le nerf temporal profond antérieur croisait la face superficielle de la maxillaire interne. Continuant son trajet, le nerf vient passer en avant du tubercule sphénoïdal et se distribue aux fibres musculaires du temporal qui prennent origine sur ce tubercule et dans son voisinage, le nerf remonte à peine 2 ou 3 centimètres au-dessus de la crête temporale du sphénoïde. Dans quelques cas rares le nerf temporal profond antérieur est double dès son origine.

Dans la variété profonde, il faut envisager deux cas : ou bien l'artère apparaît très en dedans et n'affecte aucun rapport avec le nerf; ou bien l'artère apparaît plus en dehors et le nerf la croise. Ici le nerf est divisé quand il atteint l'artère et ce n'est plus le tronc temporo-buccal, mais le buccal seul qui entre en rapports avec l'artère. Le nerf croise la face superficielle de l'artère en se portant en bas et en avant, une seule fois le buccal croisait la face profonde de l'artère. Quant au temporal profond antérieur, nous ne l'avons vu qu'une fois, dans le cas de variété profonde, naître au-

dessous de l'artère, et dans ce cas en remontant il croisait la face superficielle de l'artère, comme le buccal. Dans trois cas le temporo-buccal apparaissait hors du ptérygoïdien externe, divisé en deux racines; ces deux racines croisaient côte à côte la face superficielle de l'artère, le nerf temporal profond antérieur naissant de la racine interne au-dessus de l'artère maxillaire interne. Cette division du tronc temporo-buccal en deux racines est signalée par Cruveilhier et par Sappey. La situation du nerf a du reste été mal fixée; dans la variété superficielle, Testut et Jacob, Spalteholtz représentent le nerf comme profond par rapport à l'artère; Poirier et Nicolas le décrivent comme superficiel; Cunéo et Sébileau ne précisent pas. Après le croisement, le nerf buccal s'accole plus ou moins rapidement à une artère, l'artère buccale, branche de la maxillaire interne, qui naît en général en dedans du point de croisement et chemine plus superficielle et plus antérieure que lui. Dans son trajet l'artère maxillaire interne donne des branches collatérales; nous n'insisterons pas sur la plupart de ces branches, nous ne parlerons pas de celles qui sont situées entre l'aponévrose interptérygoïdienne et le ligament ptérygo-temporo-maxillaire, branches collatérales ascendantes vers les trous de la base du crâne ou descendantes accompagnant les nerfs; nous dirons seulement que ces branches ne nous ont pas paru avoir une disposition aussi régulière que celle décrite dans les traités d'anatomie. Notamment l'artère du nerf lingual n'accompagne pas le nerf sur les faces latérales de la langue, elle semble s'arrêter au niveau de l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose, au bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien; à ce niveau l'artère serait souvent remplacée par une fine artériole, branche de la faciale qui se divise en T en abordant le nerf, une des branches remontant vers l'artère du nerf lingual, l'autre branche descendant sur la face externe de la langue. Nous ne parlerons pas non plus des branches collatérales qui naissent dans le segment tout antérieur de l'artère et qui ne sont pour ainsi dire pas en rapport avec la région que nous étudions. Nous n'insisterons que sur le trajet des artères temporales. Nous avons déjà vu l'artère du ptérygoïdien interne en étudiant la face interne de l'aponévrose, et le nerf du ptérygoïdien

interne; nous verrons les artères massétérine et buccale en étudiant leurs nerfs satellites.

Les classiques décrivent trois artères temporales : la temporale profonde antérieure et la temporale profonde postérieure naissant de la maxillaire interne, la temporale moyenne naissant de la temporale superficielle au bord postérieur du muscle. D'après Cruveilhier, la temporale profonde antérieure, « assez volumineuse, se porte verticalement en haut, le long du bord antérieur du muscle temporal, auquel elle est accolée et se perd dans ce muscle, en s'anastomosant avec la temporale profonde postérieure et la temporale moyenne. »

Pour Cruveilhier également, la temporale profonde postérieure « naît au niveau de l'échancrure sigmoïde, se porte verticalement en haut entre le ptérygoïdien externe et le crotaphyte, gagne le bord postérieur de ce dernier muscle, se place entre ce bord et la fosse temporale, reste accolée au périoste, se divise, se subdivise, pour se terminer en partie dans le muscle temporal, en partie sur le périoste, en s'anastomosant avec les artères temporale moyenne et temporale profonde postérieure. Elle fournit souvent l'artère massétérine et quelquefois la buccale. » Bonamy, Broca et Beau, Sappey, Henle, Sebileau, Spalteholz donnent une description absolument identique. Juvara donne une description un peu différente; nous n'avons jamais trouvé la disposition indiquée par cet auteur. Il commence par faire remarquer que les branches sont disposées d'une façon différente dans le cas de variété superficielle et de variété profonde; nous n'avons jamais vu deux types aussi nettement tranchés dans la disposition des collatérales de la maxillaire interne. D'après Juvara, dans la variété profonde, un tronc temporo-dentaire (dont l'existence a été signalée comme possible par Sappey) se détache très en dehors au bord inférieur du ptérygoïdien externe. Après avoir donné la dentaire, il monte sur le ptérygoïdien externe, où il se divise en temporale profonde postérieure et temporale profonde moyenne; la massétérine naîtrait du tronc commun des temporales.

La disposition que nous avons trouvée d'une façon constante est indiquée dans le Traité d'Anatomie de Testut, dans le texte et sur

une figure (*Angéiologie*, fig. 107, p. 130). Dans leur Traité d'Anatomie topographique, Testut et Jacob reprennent cette même description. La temporale profonde postérieure, branche de la temporale superficielle, naît au niveau ou un peu au-dessous de l'arcade zygomatique, se porte obliquement en haut et en avant, perfore successivement l'aponévrose temporale et le muscle temporal et chemine entre ce muscle et la paroi crânienne sur laquelle elle creuse ordinairement un sillon; elle se distribue à la partie postérieure du muscle temporal en s'anastomosant avec les deux autres temporales profondes, l'antérieure et la moyenne, branches de la maxillaire interne.

La temporale profonde moyenne se sépare de la maxillaire interne au niveau de l'échancrure sigmoïde. Elle se porte immédiatement en haut, entre le ptérygoïdien externe et le temporal et se perd dans la partie moyenne de ce dernier muscle qu'elle pénètre par sa face profonde.

La temporale profonde antérieure, un peu plus volumineuse que la précédente, tire son origine de la maxillaire interne au voisinage de la tuberosité maxillaire. De là elle se porte verticalement en haut vers la face profonde du temporal et se distribue à la partie antérieure de ce muscle.

Nous n'avons qu'à préciser certains points de cette description, en tout conforme à ce que nous avons trouvé d'une façon constante.

La temporale profonde antérieure naît en un point variable du tronc de la maxillaire interne, tantôt au contact du croisement de la maxillaire interne et du tronc temporo-buccal, rarement plus en avant au contact de la ptérygoïde, plus souvent en arrière et en dehors du croisement, à une certaine distance de lui. L'artère monte oblique en haut en avant, croise généralement la face externe du nerf temporal profond antérieur, se place en avant de lui, et monte avec lui en avant du tubercule sphénoïdal. Le passage de l'artère en avant du tubercule sphénoïdal est absolument constant, ce qui fait que nous ne pouvons comprendre la description de Juvara qui signale l'existence possible d'une gouttière osseuse en arrière du tubercule sphénoïdal, gouttière déterminée

par le passage de l'artère temporale profonde antérieure. L'artère va se distribuer à la face profonde du faisceau antérieur du muscle, elle remonte dans le muscle beaucoup plus haut que le nerf.

L'artère temporale profonde moyenne est beaucoup plus intéressante à étudier. Elle naît de la maxillaire interne en un point un peu différent suivant la variété du tronc artériel.

Dans la variété superficielle, l'artère temporale profonde moyenne naît plus ou moins en avant. Tantôt elle naît de la maxillaire interne aussitôt après que celle-ci est sortie de la lame fibreuse externe, c'est-à-dire à la face profonde de l'apophyse coronoïde, tantôt elle naît plus en arrière, alors que la maxillaire interne est encore dans l'épaisseur de la lame externe (fig. 7, p. 460). La temporale profonde moyenne apparaîtra, hors de la lame externe, au-dessus du tronc de l'artère; le point d'émergence répond en général à la partie inférieure de l'échancrure sigmoïde.

Dans la variété profonde, l'artère naît toujours très en arrière, elle se détache du tronc de la maxillaire interne dès que celle-ci a franchi la boutonnière rétro-condylienne; la temporale profonde moyenne s'enfonce dans la lame fibreuse externe, où elle chemine seule, puisque le tronc maxillaire interne est en dedans de cette lame; elle émerge hors de la lame externe au même point que dans la variété superficielle (fig. 8, p. 461). Quelle qu'ait été l'origine de l'artère, apparaissant à la face profonde de l'apophyse coronoïde, elle se porte en avant en dedans et en haut, croisant la face superficielle du muscle ptérygoïdien externe, elle atteint la crête temporale du sphénoïde entre le nerf temporal profond moyen et le nerf temporal profond postérieur (fig. 2, Pl. XXI), à 4 ou 5 millimètres en arrière du tubercule sphénoïdal. L'artère continuant son trajet glisse à la face profonde du muscle, remontant haut dans son épaisseur, alors que le nerf temporal profond moyen s'arrête après un trajet de deux centimètres et demi environ. Dans son trajet au-dessus de la crête temporale l'artère croise d'une façon constante le nerf temporal profond moyen. Tantôt, l'artère croise la face superficielle du nerf, tantôt sa face profonde, les deux variétés sont à peu près aussi fréquentes. Le nerf se divise en ses deux branches terminales en un point variable. Quelquefois haut, l'artère croise

alors le tronc du nerf; quelquefois bas, l'artère ne croise alors que la branche postérieure du nerf et se place en arrière de la branche antérieure, en avant de la branche postérieure. L'artère temporale profonde moyenne donne souvent des branches collatérales; assez fréquemment elle donne un rameau articulaire pour l'articulation temporo-maxillaire; ce rameau se porte obliquement en haut en arrière passant dans la boutonnière du nerf massétérin ou au-dessous d'elle, pour atteindre la partie antéro-interne de l'articulation; beaucoup plus rarement l'artère temporale profonde moyenne donne l'artère massétérine. Dans un cas il existait une branche assez volumineuse, collatérale de l'artère temporale profonde moyenne; cette branche se portait en dehors et en bas accompagnée de branches veineuses formant plexus; l'artère, longue de 1 cent. 1/2 à 2 centimètres, cheminait entre le temporal et la branche montante du maxillaire; l'artère se divisait ensuite en un rameau superficiel se perdant tout de suite dans le muscle et un rameau profond se portant transversalement en avant entre le muscle et l'os, et gagnant la partie toute antérieure du muscle. Une fois la temporale profonde moyenne était très grêle, il existait une artère qui venait la suppléer. Cette branche de suppléance naissait de la face postérieure du tronc de la maxillaire interne, presque aussi grosse que la maxillaire interne, s'appliquant sur le plan sous-temporal elle pénétrait à la face profonde du muscle en décrivant des sinuosités; là elle s'anastomosait avec la terminaison très grêle de la temporale profonde moyenne.

L'artère temporale profonde moyenne est la seule branche de la maxillaire interne qui soit accompagnée de veines importantes, toutes les autres sont entourées d'un plexus peu développé, ou sont longées par une fine veinule. Ici, avec la temporale profonde moyenne, nous trouvons des grosses veines, formant deux gros troncs, un inférieur et antérieur, l'autre supérieur et postérieur par rapport à l'artère. Ces deux veines vont s'enfoncer dans la lame fibreuse externe avec l'artère, recevant les veines du plexus du plan sous-temporal, elles vont se continuer le long de la partie initiale du tronc de la maxillaire interne et il semble qu'il n'y ait qu'un tronc commun, longeant d'abord l'artère temporale profonde

moyenne, puis le premier segment de l'artère maxillaire interne elle-même; tronc commun qui recevrait comme collatérale le plexus veineux qui accompagne les deux tiers internes de l'artère maxillaire interne.

Ce qui fait l'intérêt de cette artère temporale profonde moyenne, ce n'est pas seulement sa constance et son gros volume, c'est aussi ce fait que c'est elle qui drainera une lame celluleuse située en avant de la partie externe du muscle ptérygoïdien externe, lame celluleuse qui forme la loge du muscle.

L'artère temporale profonde postérieure répond tout à fait à la description de Testut. Une seule fois nous avons trouvé un plexus artériel autour du nerf temporal profond postérieur, ce plexus venait de la profondeur passant avec le nerf temporo-massétérin dans la boutonnière massétérine. D'une façon constante la partie postérieure du muscle temporal est irriguée par des branches venues de la temporale superficielle; en soulevant le bord postérieur du muscle dans la fosse temporale on voit nettement ces vaisseaux. Souvent ces rameaux temporaux profonds postérieurs proviennent directement du tronc de la temporale superficielle, mais dans quelques cas on trouve un tronc commun naissant de la temporale superficielle au-dessous de l'arcade zygomatique; le tronc monte en avant de la temporale superficielle croisant la face externe de la racine postérieure du zygoma; arrivé dans la fosse temporale il se divise en deux branches, une branche profonde s'enfonce sous le muscle entre lui et le périoste, on peut suivre le trajet ascendant de cette artère sur 3 ou 4 centimètres avant qu'elle ne s'enfonce dans le muscle; la seconde branche est superficielle, elle se porte transversalement en avant, sur la face externe du tendon du temporal à 2 centimètres au-dessus du zygoma, elle va se perdre dans la partie antérieure du muscle.

En résumé, nous trouvons au muscle temporal des pédicules vasculo-nerveux, disposés d'une façon constante : 1° un pédicule vasculo-nerveux antérieur, artère et nerf temporaux antérieurs, l'artère en avant du nerf passant devant le tubercule sphénoïdal, le nerf au niveau du tubercule, ou juste en avant de lui; l'artère remonte dans le muscle beaucoup plus haut que le nerf; 2° un

pédicule vasculo-nerveux moyen, artère et nerf temporaux moyens, l'artère croisant le nerf superficiellement ou profondément, croisant son tronc ou sa branche de division postérieure; l'ensemble du pédicule abordant le muscle par sa face profonde 4 ou 5 millimètres en arrière du tubercule sphénoïdal; 3° un pédicule nerveux, postérieur, formé par le nerf temporal profond postérieur qui, pour aborder le muscle, monte juste dans l'angle formé par la racine transverse du zygoma et l'extrémité postérieure de la crête temporale du sphénoïde; 4° un pédicule vasculaire postérieur, représenté par l'artère temporale postérieure, née de la temporale superficielle, et qui aborde le muscle par son bord postérieur, au-dessus du zygoma, en un tronc commun ou après division en un certain nombre de branches.

Veines.

Nous avons vu les différents groupes veineux, plexus ou branches distinctes qui accompagnent les artères, mais il existe d'autres veines dans la région. Nous avons injecté les veines sur un trop petit nombre de sujets pour prétendre à donner une description de ces vaisseaux; nous dirons seulement qu'en plus des veines signalées en même temps que les artères nous avons trouvé de riches plexus veineux aplatis, plaqués les uns sur le plan sous-temporal, les autres sur la face antérieure des aponévroses externe et interne, tous ces plexus sont masqués comme nous le verrons par la lame vasculaire et communiquent avec les veines du trou ovale. De plus en avant de cette lame vasculaire nous avons trouvé un plexus veineux à la face postérieure du ptérygoïdien externe, plexus qui pénètre en partie dans l'épaisseur du muscle.

La lame vasculaire déterminée par tous ces vaisseaux artériels et veineux est assez complexe, on peut cependant et d'une façon constante reconnaître trois segments bien distincts et toujours facilement isolables. Tout d'abord une lame continue située en arrière du muscle ptérygoïdien externe, lame qui tapisse le plan sous-temporal et qui plus bas vient masquer entièrement la face

antérieure des lames aponévrotiques sus-décrites; il faut enlever entièrement le ptérygoïdien externe pour voir cette lame. En second lieu on peut toujours reconnaître une lame fibreuse sagittale qui tapisse la face interne de la branche montante du maxillaire. Cette lame fibreuse se fusionne dans sa partie inférieure avec le périoste, en haut elle contribue à former le septum sigmoïdal. Troisièmement, enfin, il existe une lame fibreuse toujours nette et épaisse drainée par l'artère temporale profonde moyenne, lame qui cache la moitié externe de la face antérieure du muscle ptérygoïdien externe, contribuant à former sa loge.

La LAME VASCULAIRE RÉTRO-PTÉRYGOÏDIENNE (fig. 2, Pl. XXI et fig. 3, Pl. XXII) (*postérieure au ptérygoïdien externe*) est de forme trapézoïdale présentant un grand bord antérieur coudé sur lui-même et un tout petit bord postérieur.

Le *bord antérieur* est absolument accolé au bord antérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne; il partage ses insertions, présentant comme lui-même une partie supérieure ptérygoïdienne, une partie inférieure libre.

Le *bord inférieur* croise obliquement la face interne de la branche montante en se portant obliquement en bas et en avant. Il commence un centimètre et demi au-dessous du point le plus déclive de l'échancrure sigmoïde et il vient s'unir au bord antérieur à un centimètre en arrière de la dernière alvéole, au-dessus et en arrière de l'insertion des fibres les plus postérieures du mylo-hyoïdien. En se fixant sur l'os, le bord inférieur de la lame vasculaire semble se continuer avec le bord inférieur d'une autre formation. Il existe en effet une lame fibreuse et périostique qui tapisse la branche montante du maxillaire inférieur depuis la ligne que nous venons de décrire jusqu'à la partie supérieure de l'os. Le bord inférieur des deux formations se confond intimement et il n'y a qu'une seule insertion osseuse.

Le *bord supérieur* est beaucoup plus court que celui de l'aponévrose proprement dite, il ne mesure que 3 centimètres ou 3 centimètres et demi. Ce bord se détache de l'extrémité supérieure du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, il se porte en

dehors et en avant jusqu'au tubercule sphénoïdal qu'il atteint, tubercule sphénoïdal essentiellement différent du reste suivant les sujets; de là le bord de la lame fibreuse se coudant se porte en arrière et en dehors le long de la crête temporale du sphénoïde sur laquelle il se fixe, il atteint ainsi le bord antérieur de la racine transverse du zygoma où il se termine. L'extrémité externe de ce bord répond exactement à l'extrémité interne du condyle du temporal, sur le versant antérieur de ce condyle, au niveau de la suture entre l'écaille et la grande aile du sphénoïde; de plus quelques fibres se portent en dehors venant se fixer au bord interne du ménisque intra-articulaire. L'attache de la lame est faible, c'est là du tissu cellulo-graisseux sans grande épaisseur contenant des veines dans ses mailles. En se fixant au crâne l'aponévrose limite de petites boutonnières ostéo-aponévrotiques par lesquelles émergent les nerfs temporaux, nous reviendrons plus loin sur ce point. Sur une pièce nous avons fait sauter à la gouge et au maillet toute la fosse temporale osseuse et le plan sous-temporal jusqu'au trou ovale, laissant le muscle temporal en place, de façon à bien voir le trajet des nerfs. Sur cette pièce, le bord supérieur de l'aponévrose ainsi rendu libre apparaissait comme une bande fibreuse tendue de la ptérygoïde au condyle du temporal et au-dessus de laquelle passaient les nerfs temporaux moyen et postérieur.

La disposition décrite ci-dessus se rencontre assez souvent, mais plus fréquemment encore on trouve une disposition un peu différente : après s'être fixée sur le périoste de la base du crâne comme nous venons de le voir, l'aponévrose se continue dans la fosse temporale appliquée sur l'os; l'insertion supérieure est donc reportée dans la fosse où la lame vasculaire se perd insensiblement sur le périoste, un centimètre ou un centimètre et demi au-dessus de la crête temporale; il est impossible de décrire exactement une limite supérieure. Mais ce qu'il faut retenir ici et ce que nous reverrons plus loin, c'est que les rapports des nerfs sont modifiés. Dans le premier cas ils apparaissent au bord supérieur de la lame fibreuse par de petites boutonnières ostéo-aponévrotiques et cheminent ensuite dans la fosse temporale uniquement recouverts par le muscle. Dans le second cas les nerfs sont

masqués un certain temps par le prolongement supérieur de la lame vasculaire, mince lame celluleuse ou lame assez résistante, et émergent par des boutonnières creusées entièrement dans la lame. Nous avons vu, en étudiant l'artère temporale profonde moyenne, comment se comportait le nerf une fois sorti de l'aponévrose; nous verrons, en étudiant l'angle postérieur et supérieur, comment se comporte le tronc temporo-massétérin.

Le bord postérieur et externe est très court (fig. 7, p. 460 et fig. 8, p. 461), il fait suite au bord supérieur, au niveau de l'extrémité interne du condyle du temporal. Ce bord adhère à la capsule de l'articulation temporo-maxillaire et à la partie interne du ménisque; il descend ensuite sur le bord interne du col du condyle, immédiatement en dedans de la fossette d'insertion du ptérygoïdien externe, il descend un peu plus bas que le condyle et se termine 1 centimètre ou 1 centimètre 1/2 au-dessous du point le plus déclive de l'échancrure sigmoïde. A ce niveau le bord postéro-externe se continue avec le bord inférieur, la limite entre les deux bords est marquée par un changement de direction. L'attache du bord postérieur est en général peu résistante, mais cependant fort nette.

Face externe de la lame vasculaire.

Vue par sa face antéro-externe, la lame vasculaire est de forme trapézoïdale, présentant un grand bord antérieur coudé sur lui-même, un tout petit bord postérieur, nous l'avons déjà vu. Dans son ensemble la lame décrit une courbe à concavité antérieure et inférieure, ou mieux à l'union de son tiers supérieur et de ses deux tiers inférieurs elle est coudée sur elle-même, présentant une partie supérieure fortement oblique en bas en dedans, se rapprochant de l'horizontale; cette région est appliquée à la face inférieure du plan sous-temporal du sphénoïde; et une partie inférieure presque verticale, disposée dans un plan oblique en arrière et en dehors.

On peut dans tous les cas décrire trois zones à cette aponévrose; une zone supérieure, qui tapisse le plan sous-temporal, c'est la partie horizontale de la lame; une zone moyenne répond à la partie

antérieure et supérieure de la partie verticale, cette zone moyenne est falciforme ou triangulaire à base antérieure répondant au tiers supérieur du bord postérieur de la ptérygoïde; le sommet postérieur répond au bord interne du plan sous-temporal.

Une zone inférieure trapézoïdale à grande base antérieure formée par les deux tiers inférieurs du bord antérieur de la lame à petite base postérieure répondant au bord postérieur de celle-ci; les deux côtés du trapèze répondent : l'un, l'inférieur et externe, au bord inférieur de l'aponévrose; l'autre, le supérieur et interne, à la limite inférieure de la zone moyenne.

L'aspect de la lame vasculaire est très différent suivant les régions.

1° *Zone supérieure.* — La zone supérieure est tendue depuis la crête temporale du sphénoïde jusqu'au bord interne du plan sous-temporal, c'est-à-dire jusqu'au bord externe du trou ovale. Cette zone tapisse tout le plan sous-temporal, elle a un aspect fibreux très net, mais cependant son épaisseur n'est pas très grande et, dans la presque totalité des cas, on aperçoit par transparence deux troncs nerveux qui cheminent plaqués sur le plan sous-temporal; ce sont en allant d'arrière en avant le tronc temporo-massétérin et le nerf temporal profond moyen; des veines accompagnent les nerfs ou sont situées à leur voisinage sur le plan sous-temporal, elles sont également masquées par la lame vasculaire. Dans un seul cas l'aponévrose du plan sous-temporal était très épaisse, elle était renforcée là par des tractus conjonctifs venus de la zone moyenne, tractus conjonctifs sur lesquels nous reviendrons plus loin.

2° *Zone moyenne.* — La zone moyenne, falciforme ou triangulaire, à base antérieure ptérygoïdienne, répond à la partie supérieure et antérieure du segment vertical de la lame vasculaire. La zone moyenne est limitée en bas par une arcade aponévrotique, arcade de renforcement. Cette arcade est souvent très nette et très résistante, elle présente une plus ou moins grande longueur. Elle prend naissance au bord postérieur de l'aile externe, de l'apophyse ptérygoïde sur une épine osseuse, sous-jacente à celle sur laquelle se fixe le ligament de Civinini; l'arcade se porte en arrière et en haut et vient se terminer au bord *interne* du plan sous-temporal au bord externe du trou ovale, dans quelques cas nous l'avons vue se

prolonger plus loin et venir se fixer en arrière sur l'extrémité interne du condyle du temporal. Dans quelques cas nous avons vu une disposition un peu particulière. L'arcade aponévrotique était plus étendue, de forme triangulaire, à sommet ptérygoïdien, à base externe et postérieure se fixant par son extrémité supérieure sur la base du crâne, par son extrémité inférieure à la face interne de la branche montante du maxillaire. Dans trois cas l'arcade se présentait sous la forme d'une cordelette fibreuse, très nette, recouverte dans sa moitié postérieure par un renforcement de la lame vasculaire elle-même, plan fibreux partant de la partie externe du plan sous-temporal et se dirigeant en arrière et légèrement en bas, pour venir se terminer avec la lame au moment où celle-ci s'attachait, sur le bord interne du condyle du temporal.

Au-dessus de l'arcade, la zone moyenne est beaucoup moins épaisse et moins résistante que la zone supérieure ; au travers on aperçoit par transparence d'assez nombreuses veines, une fois même cette zone présentait tous les caractères d'un fascia cribriformis.

Cette zone moyenne est la *zone du nerf temporo-buccal*, c'est en effet dans cette région que le nerf émerge de la profondeur. C'est le tronc temporo-buccal qui perfore l'aponévrose, il ne se divisera en ses deux branches terminales, temporal profond antérieur et buccal qu'après un certain trajet en avant de la formation celluleuse. Sur deux de nos pièces le tronc temporo-buccal au moment de sa sortie de la lame était formé de deux racines qui s'unissaient bientôt pour constituer le tronc commun. L'émergence du nerf temporo-buccal se fait dans tous les cas d'une façon presque identique ; le temporo-buccal souvent entouré de veines perfore la zone moyenne tout près de son angle antérieur et supérieur. Dans un tiers des cas environ, le nerf perfore le plan celluleux à quelques millimètres du squelette et la boutonnière est peu nette ; ses lèvres ne sont pas renforcées.

Dans les deux tiers des cas, le nerf perfore le plan celluleux, presque au contact du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, et dans cette situation la lèvre inférieure de la boutonnière est renforcée par la partie antérieure de l'arcade que nous avons vue tout à l'heure.

Sur une pièce une grosse artère perforait la lame très peu au-dessous du nerf, sur cette pièce cependant l'artère maxillaire interne était de variété superficielle. Cette bande de renforcement constante est formée par quelques tractus fibreux, dépendance de la lame vasculaire; ces tractus recouvrent plus ou moins exactement le bord supérieur renforcé de l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire; quelquefois on peut apercevoir ce bord par transparence.

3° *Zone inférieure.* — La zone inférieure est trapézoïdale à grande base antérieure formée par les deux tiers inférieurs du bord antérieur de la lame vasculaire, à petite base postérieure répondant au bord postérieur de celle-ci ; les deux côtés du trapèze répondent : l'un, l'inférieur et externe, au bord inférieur de la lame vasculaire, l'autre, le supérieur et interne, à la limite inférieure de la zone moyenne. L'épaisseur de cette zone inférieure est très variable; formée en général de fibres verticales parallèles entre elles, elle est parfois épaisse, parfois au contraire très mince et transparente. Épaisse, elle masque complètement les organes sous-jacents, mince elle laisse deviner ou voir nettement deux nerfs, le lingual et le dentaire inférieur; ces nerfs sont souvent accompagnés de plexus veineux. Dans un cas la zone inférieure très épaisse en arrière cachait complètement le dentaire inférieur; mince en avant, elle laissait voir le lingual.

La disposition anatomique de l'artère maxillaire interne peut modifier l'aspect de cette zone inférieure de la face externe. Dans sa variété superficielle, l'artère n'affecte pas de rapports avec la lame vasculaire rétro-ptérygoïdienne, elle émerge plus en dehors au niveau du bord antérieur de la lame externe sagittale.

Dans sa variété profonde, elle perfore la lame, et chemine ensuite en avant d'elle. Le point de perforation est un peu variable; 6 fois sur 8 l'artère perforait la lame rétro-ptérygoïdienne en son centre, dans un cas la perforation se faisait à 2 centimètres des bords supérieur et inférieur et à 1 centimètre des bords antérieur et postérieur. 2 fois sur 8, l'artère perforait la lame vasculaire plus en avant, au contact du bord postérieur de l'apophyse ptérygoïde, à l'union de son tiers moyen et de son tiers supérieur.

LAME EXTERNE (fig. 7, p. 460, fig. 8, p. 461 et fig. 3, Pl. XXII).

La branche montante du maxillaire est dans tout le segment sus-jacent à l'insertion de l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire tapissée par une lame fibreuse. Cette lame sagittale est de forme triangulaire à sommet tronqué supérieur, à base inférieure oblique en bas et en avant. Dans son segment supérieur la lame passe en pont sur le fond de l'échancrure sigmoïde, son bord antérieur s'insère à la face profonde du coroné juste en arrière des insertions du temporal, son bord postérieur se fixe au bord externe de la fossette du col du condyle où s'insère le ptérygoïdien externe; les insertions du ptérygoïdien externe sont donc limitées en dehors par l'insertion de cette lame, en dedans par l'insertion de la lame vasculaire, que nous avons vue tout à l'heure se fixer au bord interne de la fosette du col du condyle. Dans son segment inférieur la lame sagittale double la face profonde de la branche montante, s'étendant en arrière jusqu'au bord postérieur de la mâchoire, en avant jusqu'aux fibres du temporal qui descendent le long de la partie antérieure de la branche montante. En bas la lame confond ses insertions avec celles du bord inférieur de la lame vasculaire; c'est-à-dire qu'elle se fixe suivant une ligne oblique en bas et en avant partant du bord postérieur de la branche montante et gagnant son bord antérieur à un centimètre en arrière de la dernière alvéole; dans ce trajet le bord inférieur passe à un centimètre et demi au-dessous du point le plus déclive de l'échancrure sigmoïde.

Le segment supérieur est une lame celluleuse plus ou moins résistante, le segment inférieur est beaucoup plus épais, c'est une véritable lame fibro-périostique qui adhère à l'os, mais que l'on peut très facilement décoller dans toute son étendue jusqu'au bord postérieur de l'os. Le segment supérieur contribue à former le septum sigmoïdal; il ne constitue en réalité que la couche profonde de ce septum, la couche superficielle est formée par une lame celluleuse assez dense et intimement accolée à la face

externe de la précédente; cette lame est drainée par le pédicule massetérin, vaisseaux et nerfs, et semble se détacher de l'angle postérieur et supérieur de la lame vasculaire. Nous verrons cette disposition. Le septum sigmoïdal est de plus renforcé dans un certain nombre de cas par quelques fibres détachées du bord postérieur du tendon du temporal et qui se portent en bas et en arrière en décrivant une courbe à concavité postérieure et supérieure plus ou moins marquée; nous ne pouvons donc dire avec Juvara que le septum sigmoïdal est une mince aponévrose.

Dans l'épaisseur de cette lame externe, on trouve des vaisseaux; d'une façon presque constante, une branche collatérale de l'artère maxillaire interne, la temporale profonde moyenne, émerge au bord antérieur de la lame, soit juste au niveau du bord inférieur de l'échancrure sigmoïde, soit un peu au-dessus; ce n'est qu'exceptionnellement que l'artère temporale profonde moyenne naît juste en avant de la lame fibreuse, et ceci uniquement dans le cas d'artère maxillaire interne de variété superficielle. L'artère maxillaire interne, lorsqu'elle est de variété superficielle, c'est-à-dire dans la moitié des cas, est comprise dans l'épaisseur de cette lame, parcourant cette lame d'arrière en avant et de bas en haut, elle vient émerger à son bord antérieur, généralement immédiatement au-dessous de l'échancrure sigmoïde.

Du bord antérieur de cette lame externe, dans sa partie toute supérieure, et sur une hauteur de un demi-centimètre environ, se détache une autre lame, triangulaire. Cette lame se coude à angle presque droit sur la précédente présentant une face antéro-externe et une face postéro-interne; elle vient s'appliquer sur la moitié externe de la face antérieure du ptérygoïdien externe, la masquant entièrement (fig. 2, Pl. XXI). Cette seconde lame cellulo-fibreuse est le plus fréquemment résistante et très nette, c'est une lame vasculaire soulevée par l'artère temporale profonde moyenne.

Son bord libre oblique en haut et en dedans, drainé par l'artère, est tendu depuis le bord antérieur de la lame externe jusqu'au milieu de la crête temporale du sphénoïde, il vient se terminer à

4 ou 5 millimètres environ en arrière du tubercule sphénoïdal, au point où le nerf temporal profond moyen croise la crête. Le bord externe presque vertical légèrement oblique en bas en avant, haut de un demi-centimètre environ, répond à la partie supérieure du bord antérieur de la lame externe. Le bord supérieur est presque horizontal, il longe la crête temporale du sphénoïde dans sa moitié postérieure, se fixant sur le périoste au-dessus de la partie postérieure et externe de l'insertion du bord supérieur de la lame vasculaire. La disposition de ce bord supérieur fait que la face superficielle de la lame fibreuse semble se continuer avec le périoste de la fosse temporale et que la face profonde semble se continuer avec la lame aponévrotique qui tapisse le plan sous-temporal. Le sommet de la lame fibreuse répond à l'angle postérieur et supérieur de la lame vasculaire, c'est à ce niveau que vient émerger le nerf temporo-massétérin, et ce sommet semble se fixer sur une arcade fibreuse qui limite en bas une boutonnière ostéo-fibreuse dans laquelle s'engage le nerf temporo-massétérin.

La boutonnière ostéo-fibreuse du tronc temporo-massétérin est limitée en haut par le tiers interne de la face inférieure de la racine transverse du zygoma, elle est limitée en bas par l'arcade fibreuse que nous venons de signaler. Cette arcade oblique en bas et en dehors présente une largeur variable suivant les cas. Courte, l'arcade se détache du bord antérieur de la racine transverse du zygoma et va se perdre en bas et en dehors sur la face antérieure du ménisque de l'articulation temporo-maxillaire et par ses fibres superficielles sur l'extrémité supérieure, de la lame fibreuse sagittale qui tapisse la face interne de la branche montante. Longue, et c'est le cas le plus fréquent, l'arcade naît plus en avant sur la partie postérieure de la crête du sphénoïde plus ou moins loin de la racine transverse du zygoma, et elle vient se terminer au point le plus déclive de l'échancrure sigmoïde, ses fibres se perdant à la face profonde de la lame aponévrotique sagittale.

Le nerf est à ce niveau formé par un tronc assez volumineux, deux fois seulement il nous est arrivé de trouver le nerf formé par deux racines qui du reste se réunissaient presque immédiatement.

Dès sa sortie de la boutonnière le tronc temporo-massétérin abandonne un filet ascendant, grêle, qui chemine en avant de l'aponévrose et se perd tout de suite dans l'épaisseur du muscle temporal, c'est le nerf temporal profond postérieur qui a croisé la crête temporale du sphénoïde, juste en avant de la racine transverse du zygoma. Dans le cas de division du tronc temporo-massétérin, le nerf temporal profond postérieur naît de la racine supérieure. Après division du tronc commun le nerf massétérin gagne l'échancrure sigmoïde. L'artère qui accompagne le nerf entraîne là une lame celluleuse qui passe au-dessus du bord supérieur de la lame externe sagittale qui ferme l'échancrure sigmoïde; en s'appliquant à la face externe de cette lame, la gaîne de l'artère massétérine forme la couche externe du septum sigmoïdal.

Le nerf massétérin atteint le bord postéro-supérieur du muscle masséter, à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen, il s'enfonce dans l'épaisseur du muscle qu'il clive en deux plans; se portant en bas en avant il atteint presque le bord antérieur du masséter à l'union de son tiers moyen et de son tiers inférieur. Le nerf donne par son bord antérieur et supérieur cinq ou six filets nerveux qui sont ascendants, se portant vers l'origine zygomatique du muscle, origine qu'ils sont cependant loin d'atteindre. Par son bord inférieur et postérieur le nerf ne donne en général qu'un seul filet nerveux, la partie inférieure du muscle est donc beaucoup moins innervée. Le nerf est accompagné par une artère et par des veines. Les veines sont de très petit calibre, elles forment un plexus situé au contact du nerf, en général en arrière de lui; une fois cependant nous avons trouvé les veines un peu écartées du nerf; elles gagnaient les plexus ptérygoïdiens. L'artère massétérine naît tantôt de la temporale profonde moyenne, au moment où celle-ci émerge de la lame aponévrotique externe sagittale, tantôt et plus rarement elle vient de la maxillaire interne quand cette artère, de variété superficielle, émerge de la lame sagittale. L'artère massétérine est tantôt antérieure, tantôt postérieure au nerf, dans quelques cas elle est à la face profonde du nerf. Quand l'artère est postérieure au nerf, elle le croise en X très allongé pour se placer ensuite en avant de lui; dans son trajet elle donne des collatérales

qui sont satellites des rameaux collatéraux du nerf. Le nerf temporal profond postérieur n'est en général accompagné par aucune artère; nous avons du reste insisté déjà sur ce point.

On peut se demander ce que représente cette boutonnière massétérine; il est difficile de conclure, mais peut-être est-il possible de voir en elle les restes d'une boutonnière musculaire. Chez Macacus rhesus le nerf massétérin apparaît superficiellement au milieu des fibres du temporal dans une boutonnière musculaire. Nous n'avons jamais retrouvé cette boutonnière charnue chez l'homme, et nous ne l'avons pas trouvé signalée, mais Hallopeau et Douay dans leur manuel de dissection la représentent sur une figure sans l'indiquer dans le texte (Planche V, p. 97 du *Manuel de H. et D.*).

Nous ne saurions dire si cette arcade aponévrotique représente un faisceau régressé du muscle temporal : l'arcade est en effet sur un plan plus profond que le muscle; d'autre part chez de nombreux animaux des fibres du muscle viennent souvent se fixer sur elle, ce qui tendrait à la faire considérer comme une formation dépendant d'un faisceau profond du muscle.

En réunissant la lame externe sagittale et l'expansion drainée par l'artère temporale profonde moyenne, qui ne sont toutes deux que des lames vasculaires, on pourrait décrire une seule formation disposée en hélice, avec un segment inférieur vertical et sagittal et un segment supérieur presque transversal rabattu en dedans.

L'expansion fibreuse appliquée sur la partie externe de la face antérieure du ptérygoïdien externe est évidemment ce que Juvara a décrit sous le nom d'« aponévrose externe du ptérygoïdien externe », mais il lui donne une étendue beaucoup trop grande et les limites qu'il lui assigne ne nous paraissent pas exactes. « A la face externe du ptérygoïdien externe on trouve un mince feuillet fibro-celluleux. En haut ce feuillet s'attache sur le bord externe du plan sphéno-temporal; en bas il se réunit à l'aponévrose interptérygoïdienne et se perd avec celle-ci sur l'aponévrose d'enveloppe, très épaisse, du muscle buccinateur. En avant, comme les insertions du muscle, l'aponévrose s'arrête sur la ptérygoïde; en arrière elle

devient plus mince et se perd sur le bord antérieur du col du condyle ».

ENFANT

Nous avons disséqué un enfant de dix-huit mois et les préparations de l'un et l'autre côté nous ont montré une disposition en tout semblable à celle que nous avons décrite chez l'homme adulte.

(*A suivre.*)

Explication des Planches.

Fig. 1, Pl. XXI.

L'aponévrose interptérygoïdienne vue par sa face interne. — 1. Le tronc commun des nerfs du péristaphylin externe et du muscle du marteau. — 2. Le nerf du ptérygoïdien interne ayant en avant de lui une artère ptérygoïdienne interne, les organes apparaissent au-dessus du ligament de Civinini, en perforant la zone criblée de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 3. La corde du tympan qui croise la face interne de l'épine du sphénoïde avant d'aller se jeter sur le nerf lingual. La corde est masquée par l'aponévrose qui tapisse toute la face interne de l'épine avant de se fixer à la base du crâne. — 4. Amas graisseux encapsulé compris entre le bord postérieur et supérieur du ptérygoïdien interne, et la face inférieure du ptérygoïdien externe. — 5. Le ligament maxillo-glaserien formant le bord postérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 6. La branche postérieure du ligament sphéno-maxillaire. — 7. La branche antérieure du ligament sphéno-maxillaire; entre les deux branches on aperçoit par transparence, au travers de l'aponévrose, le nerf dentaire inférieur qui va s'engager dans son canal osseux, et l'origine du nerf du mylo-hyoïdien. — 8. Le nerf du mylo-hyoïdien recouvert par un prolongement fibreux et nacré de l'aponévrose. — 9. Prolongement lingual de l'aponévrose appliqué sur la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien.

Fig. 2, Pl. XXI.

La lame vasculaire vue par sa face externe; le muscle ptérygoïdien externe a été enlevé. — 1. L'artère temporale profonde antérieure passant en avant du tubercule sphénoïdal et remontant haut dans le muscle.

— 2. Le nerf temporal profond antérieur. Il a croisé la face postérieure de l'artère maxillaire interne (variété superficielle), il monte dans le muscle temporal moins haut que l'artère. — 3. Le tronc temporo-buccal qui émerge hors de la lame vasculaire au-dessus d'une arcade de renforcement et va passer en arrière du tronc de la maxillaire interne (variété superficielle). — 4. Le nerf du ptérygoïdien externe. — 5. Le nerf buccal. En avant de lui se trouve l'artère buccale. — 6. L'artère massétérine née de la temporale profonde moyenne. — 7. Le nerf massétérin. — 8. L'artère temporale profonde moyenne, entraînant un repli de la lame vasculaire; ce repli masque la moitié externe de la face antérieure du ptérygoïdien externe et contribue à former sa loge. (Le muscle est enlevé sur cette préparation.) L'artère aborde la fosse temporale en arrière du nerf temporal profond moyen. — 9. Le nerf temporal profond moyen croisé par l'artère temporale profonde moyenne. — 10. Le nerf temporal profond postérieur.

Fig. 3, Pl. XXII.

La lame vasculaire vue de face; elle cache l'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire et l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. — 1. La lame vasculaire. — 2. Sa partie supérieure tapissant le plan sous-temporal. — 3. Le nerf temporal profond moyen, apparaissant au bord supérieur de la lame vasculaire; il a cheminé sur le plan sous-temporal, masqué par la lame vasculaire. — 4. Le tronc temporo-massetérin, qui se dégage de la lame vasculaire. — 5. Les insertions du ptérygoïdien externe. — 6. En pointillé les insertions de la lame fibreuse externe. — 7. L'artère temporale profonde moyenne comprise dans l'épaisseur de cette lame. — 8. L'artère maxillaire interne (variété superficielle), qui émerge hors de la lame fibreuse externe.

Fig. 4, Pl. XXII.

Vue interne de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne chez le Singe. — 1. Coupe de l'aile interne de la ptérygoïde. — 2. Le muscle ptérygoïdien interne coupé au ras de ses origines. — 3. Le nerf du ptérygoïdien interne, qui vient de perforer l'aponévrose. — 4. La corde du tympan masquée par l'aponévrose. — 5. Le bord inférieur de l'aile externe de la ptérygoïde. — 6. Le ligament sphéno-glaséro-maxillaire (partie renforcée de l'aponévrose). — 7. Prolongement inférieur de l'aponévrose sur le nerf mylo-hyoïdien.

Fig. 5, Pl. XXIII.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Singe). — 1. Le nerf buccal. Il passe (comme chez l'Homme) à la face profonde de l'artère maxillaire interne (variété superficielle). — 2. L'artère temporale profonde moyenne entraînant un repli de la lame vasculaire. Ce repli couvre la moitié externe du muscle ptérygoïdien externe; le muscle est enlevé sur cette préparation. — 3. Le nerf temporal profond antérieur. — 4. Le nerf temporal profond moyen, qui sort avec les deux autres nerfs temporaux par un orifice osseux creusé à la base de l'aile externe de la ptérygoïde. Le nerf temporal profond moyen est croisé par l'artère temporale profonde moyenne. — 5. Le nerf temporal profond postérieur. — 6. Le tronc temporo-masseterin; sa partie moyenne est masquée par le repli de l'artère temporale profonde moyenne, il émerge ensuite par une boutonnière ostéo-fibreuse. — 7. Le nerf massetérin. — 8. L'artère massetérine; elle vient de l'artère temporale profonde moyenne.

Fig. 6, Pl. XXIII.

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne vue par sa face interne (Chien). — 1. Le nerf maxillaire supérieur; on voit le nerf, car la lame ptérygo-palatine a été réséquée. Le nerf se divise en ses trois branches terminales. — 2. L'artère maxillaire interne. — 3. Zone d'aspect séreux, au-dessous de cette zone l'aponévrose est très mince et laisse voir par transparence le muscle temporal. — 4. La corde du tympan. — 5. La bulle tympanique. — 6. L'apophyse post-glénoïde vue par transparence au travers de l'aponévrose. — 7. La partie renforcée de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. — 8. Le lobe oral de la glande sub-linguale, le lobe aboral a été enlevé, il répond à la partie postérieure du mylo-hyoïdien et se trouve au contact de la glande sous-maxillaire. Le prolongement lingual de l'aponévrose vient se perdre sur le lobe oral de la glande sublinguale.

Fig. 7, Pl. XXIV.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Chien). — 1. L'artère temporale profonde antérieure qui se dégage de la lame vasculaire. — 2. Le nerf temporal profond antérieur naissant en avant du ptérygoïdien externe dès que le tronc temporo-buccal apparaît au bord inférieur du muscle. — 3. Le nerf maxillaire supérieur masqué par la lame vascu-

laire. — 4. Le nerf buccal; il donne un second nerf temporal profond antérieur. — 5. La lame vasculaire. — 6. Une branche collatérale de l'artère satellite du nerf lingual. — 7. Le nerf dentaire inférieur. — 8. Le nerf lingual, les deux nerfs sont vus par transparence. — 9. Le nerf masséterin qui émerge de sa boutonnière ostéo-fibreuse. — 10. L'artère masséterine. — 11. Un nerf temporal profond postérieur. — 12. Le nerf temporal profond moyen. — 13. L'artère temporale profonde moyenne, qui a entraîné un repli de la lame vasculaire; ce repli masque la partie externe de la face antérieure du ptérygoïdien externe. — 14. Un second nerf temporal profond postérieur. (Le muscle temporal très développé chez le Chien reçoit cinq nerfs.)

Fig. 8, Pl. XXIV.

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne vue par sa face interne (Chat). — 1. Le nerf maxillaire inférieur. — 2. La corde du tympan. — 3. Le muscle ptérygoïdien externe encadré par l'arcade du bord antérieur de l'aponévrose. — 4. La partie renforcée de l'aponévrose. — 5. La partie antérieure faible de l'aponévrose laissant voir par transparence le muscle temporal. — 6. Le nerf mylo-hyoïdien recouvert par un prolongement aponévrotique faible et adhérant peu à l'os.

Fig. 9, Pl. XXV.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Chat). — 1. La capsule orbitaire. — 2. Le nerf temporal profond antérieur. — 3. L'artère maxillaire interne et le nerf maxillaire supérieur masqués par une lame de tissu cellulaire dense indépendante de la lame vasculaire proprement dite. — 4. Le bord antérieur de la lame vasculaire s'insérant sur l'os, à la jonction du sphénoïde et du palatin. — 5. Le nerf buccal. — 6. Le nerf massetérin. — 7. Le nerf temporal profond postérieur. — 8. Le nerf temporal profond moyen. — 9. Le muscle temporal.

Fig. 10, Pl. XXV.

La base du crâne du Cobaye vue par sa face exocranienne. — 1. Les origines du muscle ptérygoïdien interne, se poursuivant en arrière sur la bulle tympanique (extrémité antérieure et flanc externe). — 2. Les insertions du bord supérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. — 3. L'orifice d'entrée du canal ptérygoïdien. — 4. L'insertion supérieure de la lame vasculaire.

Fig. 11, Pl. XXVI.

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne vue par sa face interne (Cobaye). — 1. Le muscle ptérygoïdien interne relevé. — 2. L'artère dentaire inférieure. — 3. Le nerf mylo-hyoïdien; il s'engage tout de suite entre les deux faisceaux du muscle mylo-hyoïdien. — 4. Le prolongement lingual. — 5. La corde du tympan.

Fig. 12, Pl. XXVI.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Cobaye). — 1. Le nerf maxillaire supérieur. — 2. L'artère maxillaire interne. Les deux organes n'ont aucun rapport avec la lame vasculaire, ils sont au-dessus d'elle. — 3. Le nerf temporal profond postérieur. — 4. Le nerf temporal profond moyen. — 5. Le nerf massetérin. — 6. Le nerf buccal. — 7. La lame vasculaire. — 8. Le nerf temporal profond antérieur. Les trois nerfs temporo-buccal, temporal profond moyen, temporo-massetérin émergent au bord supérieur de la lame vasculaire en un tronc commun.

Fig. 13, Pl. XXVII.

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne vue par sa face interne (Lapin). — 1. Le muscle ptérygoïdien interne relevé. — 2. Le nerf du ptérygoïdien interne qui vient de perforer l'aponévrose. — 3. La corde du tympan vue par transparence au travers de la très mince aponévrose. — 4. Le muscle temporal vu par transparence.

Fig. 14, Pl. XXVII.

La lame vasculaire, vue par sa face antéro-externe (Lapin). — 1. Deux troncs nerveux accolés sortent d'un orifice creusé à la base de l'aile externe de la ptérygoïde. — 2. Le nerf temporal profond antérieur. — 3. Le nerf buccal. — 4. La lame vasculaire avec son prolongement antérieur gagnant la tubérosité maxillaire. — 5. Le nerf massetérin. — 6. Le nerf temporal profond postérieur. — 7. Le nerf temporal profond moyen. Le tronc temporo-massetérin et le nerf temporal profond moyen émergent en un tronc commun accolé au nerf temporo-buccal.

Fig. 15, Pl. XXVIII.

L'aponévrose interptérygoïdienne vue par sa face interne (Cheval). — 1. Le prolongement lingual. — 2. L'aponévrose interptérygoïdienne. Son bord antérieur décrit une arcade autour du ptérygoïdien externe. — 3. Le muscle ptérygoïdien externe. — 4. Le nerf du ptérygoïdien interne. — 5. L'artère du ptérygoïdien interne. — 6. La corde du tympan vue par transparence. — 7. La partie renforcée de l'aponévrose. — 8. Le nerf mylo-hyoïdien recouvert par un prolongement aponévrotique.

Fig. 16, Pl. XXVIII.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Cheval). — 1. L'artère temporale profonde antérieure. — 2. L'hiatus orbitaire d'où sortent l'artère maxillaire interne et le nerf maxillaire supérieur. — 3. Origine du faisceau supérieur du ptérygoïdien externe. — 4. Le nerf maxillaire supérieur. — 5. Le nerf temporal profond antérieur. — 6. Origines du faisceau inférieur du ptérygoïdien externe. — 7. L'artère buccale. — 8. Le nerf buccal. — 9. Le muscle buccinateur. — 10. Le faisceau antérieur du muscle temporal venant se perdre sur le buccinateur. — 11. La coupe de l'artère temporale profonde moyenne. — 12. L'artère maxillaire interne. — 13. La lame vasculaire. — 14. Le nerf masseterin. — 15. Le muscle ptérygoïdien externe coupé près de son insertion. — 16. L'artère temporale profonde moyenne. — 17. Le nerf temporal profond postérieur. — 18. Le nerf temporal profond moyen. (C'est par erreur qu'une languette fibreuse séparant les deux nerfs a été représentée.)

Fig. 17, Pl. XXIX.

L'aponévrose interptérygoïdienne vue par sa face interne (Chevreuil). — 1. Le nerf du ptérygoïdien interne. — 2. Le muscle ptérygoïdien interne. — 3. La corde du tympan. — 4. La partie renforcée de l'aponévrose. — 5. Le ptérygoïdien interne. — 6. Le faisceau profond du temporal inséré *au-dessous* de l'orifice d'entrée du canal dentaire et masquant le dentaire inférieur et le nerf mylo-hyoïdien. Le lingual croise la face interne du muscle.

Fig. 18, Pl. XXIX.

La lame vasculaire vue par sa face externe (Chevreuil). — 1. Le nerf temporal profond antérieur. — 2. Second nerf temporal profond antérieur. — 3. Le nerf buccal. — 4. Le muscle temporal. — 5. La lame vasculaire. — 6. Le nerf lingual vu par transparence. — 7. Le nerf dentaire inférieur vu par transparence. — 8. Le nerf massetérin. — 9. L'artère maxillaire interne. — 10. Le nerf temporal profond postérieur. — 11. Le nerf temporal profond moyen. — 12. Le muscle temporal sectionné.

Fig. 19, Pl. XXX.

L'aponévrose interptérygoïdienne vue par sa face interne (Bœuf). — 1. Le muscle ptérygoïdien externe. — 2. Le nerf dentaire inférieur qui disparaît entre la branche montante du maxillaire et le faisceau profond du temporal. — 3. La partie postérieure renforcée de l'aponévrose. — 4. Le faisceau profond du temporal qui vient s'insérer au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire. — 5. Le nerf mylo-hyoïdien apparaissant en avant du temporal. — 6. Le muscle mylo-hyoïdien. — 7. Le nerf mylo-hyoïdien qui s'engage entre l'os et le faisceau profond du temporal. — 8. Le nerf lingual. — 9. Bourse séreuse. — 10. Lame ptérygo-palatine réséquée en grande partie.

Fig. 20, Pl. XXX.

La lame vasculaire préptérygoïdienne chez le Bœuf. — 1. Le nerf temporal profond antérieur. — 2. L'artère temporale profonde moyenne. — 3. Le tendon du faisceau antérieur du temporal venant se perdre sur le buccinateur. — 4. Le muscle buccinateur. — 5. Le muscle temporal. — 6 et 7. Grosses veines comprises dans l'épaisseur de la lame vasculaire pré-ptérygoïdienne. — 8. Le nerf massetérin. — 9. L'artère massetérine. — 10. Arcade fibreuse sous laquelle passe le nerf temporal profond postérieur. — 11. Le nerf temporal profond postérieur. — 12. Segment isolé du muscle temporal auquel se rend le nerf temporal profond antérieur. — 13. Le nerf temporal profond moyen. En arrière de lui est une grosse veine.

Évolution et hématiformation dans les îlots de Langerhans

Par Éd. RETTERER

Tous les organismes multicellulaires débutent sous la forme d'un complexus uniquement composé de cellules épithéliales. Les cellules épithéliales représentent donc la souche originelle de tous les tissus de l'organisme. Pour former les tissus et les organes, les cellules épithéliales *végètent* et se *transforment*. Les végétations qui affectent la figure d'*invaginations* ou d'*évaginations* donnent naissance à des bourgeons ou à des tubes, à des lames ou feuillets plissés ou contournés qui se ramifient à l'infini. Ces faits morphologiques ont frappé les premiers embryologistes, qui ont accordé une importance considérable à ce processus mécanique. Y. Delage[1] vient d'appeler encore l'attention sur ces phénomènes qui ont tous pour effet d'augmenter les surfaces actives. C'est là, dit-il, la *richesse physiologique*, que l'embryon emploie à sa croissance. Cet excès sert à l'accroissement de la taille. « Au fur et à mesure que la croissance progresse, la dégradation de la richesse physiologique marche de pair avec elle, jusqu'à ce que, à la fin de la croissance, il y ait juste équilibre entre les fonctions productrices et les besoins de la consommation. A partir de ce moment, toutes les altérations se capitalisent et entraînent une réduction progressive de l'activité fonctionnelle qui, finalement, aboutit à la mort. »

Les éléments qui constituent la *richesse physiologique* et *évolutive*

1. La dégradation progressive de la richesse physiologique, *Revue Scientifique*, 19 juillet 1913.

d'un organisme sont surtout représentés par les cellules épithéliales. Plus un individu est jeune, plus il possède de masses épithéliales sous la forme de membranes de revêtement, de glandes ouvertes ou closes. Avec l'âge les assises épithéliales s'amincissent aussi bien sur les surfaces de revêtement que dans les glandes ; les glandes closes (amygdales, plaques de Peyer, thymus, thyroïde) diminuent au point de vue de leur fonds épithélial ; quelques-unes de ces glandes augmentent de poids, il est vrai, mais, au lieu d'avoir proliféré, l'épithélium s'est transformé en une masse conjonctivo-vasculaire. L'épithélium contient la matière vivante de réserve, l'énergie potentielle qu'il épuise à édifier les tissus définitifs. L'épithélium constitue le fonds évolutif, l'avenir de l'organisme ; les autres tissus représentent l'état adulte ou définitif de la matière vivante.

Outre la multiplication et l'accroissement inégal de certaines portions épithéliales, il se produit des *transformations* dans les cellules des masses *invaginées* ou *évaginées*. Le système nerveux, par exemple, apparaît sous la forme d'une gouttière épithéliale qui, en se fermant, devient un tube épithélial. En second lieu, les cellules se différencient, c'est-à-dire qu'elles se transforment en éléments de figure et de structure différentes, les unes *nerveuses*, les autres de *soutien*. Pendant longtemps on a cru et il en est qui pensent encore que ces végétations et ces transformations des cellules épithéliales se limitent à la période embryonnaire. Il n'en est rien. Par des recherches qui datent de 1885 et que je poursuis depuis cette époque, je me suis convaincu que les épithéliums soit de revêtement, soit glandulaires, conservent, chez l'adulte, les propriétés fondamentales que l'épithélium possédait chez l'embryon : il continue, en effet, dans les conditions physiologiques et pathologiques, dans les régénérations tégumentaires, comme dans les processus de régression (utérus) à donner naissance à des générations cellulaires qui évoluent en tissu conjonctivo-vasculaire.

Par l'étude des organes, tels que la bourse de Fabricius des Oiseaux, les amygdales et les plaques de Peyer des Oiseaux et des Mammifères, j'ai vu que les amas cellulaires, ou *follicules clos*, qui les constituent essentiellement, apparaissent à l'état de bourgeons épithéliaux, émanant de l'épithélium de revêtement. Ultérieure-

ment, les cellules épithéliales se différencient en trame conjonctivo-vasculaire et en éléments libres (leucocytes et hématies).

Pareille évolution histogénétique a été confirmée par tous les histologistes, qui interprètent leurs préparations d'après les phénomènes évolutifs et non point à l'aide des théories à la mode.

I. — Ilots de Langerhans.

Étudiant, avec M. Lelièvre, la structure des cellules des culs-de-sac pancréatiques (*cellules acineuses*)[1], nous avons été frappés par de nombreuses images rappelant celles qu'on rencontre habituellement dans les organes constitués par des follicules clos tégumentaires. Ces aspects étaient offerts par des formations découvertes en 1869 par Langerhans et ayant, chez les mammifères, des dimensions de quelques dixièmes de millimètre seulement. On les nomme *amas intertubulaires*, *points folliculaires*, *pseudofollicules*, *secondary cell groups*, mais on les désigne habituellement par le terme d'*îlots* de *Langerhans*. Pour vérifier nos premières constatations, nous avons eu recours à l'expérimentation que plusieurs chercheurs avaient déjà appliquée à cet effet au pancréas. Le jeûne provoque le développement de nombreux et volumineux îlots dans le pancréas. Nous avons publié les résultats essentiels de ces recherches[2]. Pour prévenir les objections et surtout le reproche d'avoir à certains égards des conclusions conformes à celles de nos devanciers, il me semble nécessaire de présenter le tableau des hypothèses qui ont été émises sur l'origine, la nature et les fonctions des îlots de Langerhans : 1° ce sont des formations qui sont en relation avec le système nerveux (Langerhans, 1869); 2° ce sont des organes lymphoglandulaires (Renaut, 1879); 3° des follicules lymphoïdes (Kühne et Lea, 1882; W. Krause, 1884); 4° des pseudo-follicules (Podwyssotski, 1882); 5° ce sont des restes de tissu embryonnaire (H. Gibbes, 1884); 6° des portions rudimentaires du pancréas (Giannelli, 1898); 7° ils représentent un organe ancestral

1. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 3 mai 1913, p. 940.
2. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 5 juillet 1913, p. 4.

(Oppel, 1900); 8° ce sont des culs-de-sac pancréatiques jeunes (Piersol, 1894); 9° des culs-de-sac en voie de mortification ou *points morts* (Dogiel, 1893); 10° ils figurent des acini épuisés par la *digestion* (Levaschew, 1886, Pischinger, 1895), par la *sécrétion* (Dale, 1904) ou par le *jeûne* (Skatkevitch, 1894); ils pourraient donc retourner à l'état de cellules acineuses; 11° les îlots sont d'origine épithéliale (la majorité des auteurs); 12° ils sont de provenance mésodermique (v. Hansemann, 1901; Claude, 1909); 13° ils sécrètent l'un des ferments du suc pancréatique (Harris et Gow, 1894); 14° ils président à la sécrétion interne (Laguesse, 1893-1910; Sauerbeck, 1904; Diamare, 1895; Massari, 1898; Piazza, 1911), etc.; 15° ce sont des formations d'origine épithéliale et capables de se transformer à nouveau en culs-de-sac (Laguesse, Dale, 1904; Swale Vincent et Thompson, 1907); 16° ce sont des organes distincts des acini, permanents et de nature épithéliale (Diamare, Rennie, 1903; Helly, 1905); 17° quoique distincts des acini, les îlots présentent une sécrétion interne et externe (Jarotsky, 1899); 18° leur structure varie incessamment; ce sont des organes éphémères (Mankowsky, 1900); 19° ils concourent à la sécrétion *interne* au même titre que les culs-de-sac (U. Lombroso, 1902, Reitmann, 1905); 20° ce sont des portions modifiées des acini, ce sont des culs-de-sac qui se trouvent dans un certain état fonctionnel ou en voie de transformation régressive (Grinew, 1912); 21° ce sont des organes destructeurs des toxines alimentaires ou hématogènes (M. Labbé et Thaon, 1910 et 1912); 22° les îlots sont des culs-de-sac glandulaires dont les cellules, à l'origine épithéliales, sont en voie de transformation conjonctivo-vasculaire; leur cytoplasme finit par se résorber et leurs noyaux deviennent des hématies (Retterer et Lelièvre, 1913).

On me pardonnera si je fais quelque confusion dans cette énumération; mais il n'est pas commode de saisir toutes les nuances qui séparent les diverses théories. Pour s'en assurer, il suffit de lire les travaux qui ont paru sur cette question et dont on trouvera l'index complet dans les publications suivantes[1].

1. 1° Laguesse, Le pancréas, *Revue générale d'histologie*, Lyon, 1906; 2° Heiberg, *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, t. XIX, 1909; 3° Gellé, *Ibid.*,

Nous mentionnerons plus loin d'autres travaux qui ont trait à certaines phases évolutives des îlots. Mais dès l'abord se pose la question que voici : pourquoi tant de théories, tant de discussions sur des formations qu'il est si facile d'étudier?

En recherchant les causes des divergences d'opinions, nous avons pu les ramener[1] aux suivantes : 1° *indéterminisme des conditions expérimentales*; 2° *méconnaissance de l'évolution histogénétique*; 3° *étude insuffisante de la cytologie et de la vascularisation*; 4° enfin *absence totale de recherches sur l'hématiformation ou développement des hématies aux dépens des cellules insulaires.*

Depuis la découverte de von Mering et Minkowski qui, après l'extirpation du pancréas sur le chien, ont provoqué le diabète, on voulut localiser dans les îlots de Langerhans la formation d'un produit de sécrétion interne. De ce que le pancréas possède des glandes ouvertes et des glandes closes, il n'en suit pas nécessairement que les premières président à la sécrétion externe et les secondes à la sécrétion interne. Nous avons déjà mentionné (*loc. cit.*, 1913, p. 80) les expériences de U. Lombrose qui ne parlent pas en faveur de cette localisation.

Le jeûne ou l'injection de glycose augmentent le nombre d'îlots, mais ultérieurement les acini, comme les îlots, s'altèrent. « L'altération des îlots, dit Grinew (*loc. cit.*, p. 27), est nettement apparente précisément aux endroits où la structure du reste du tissu est le plus fortement modifiée; au contraire, chez les rats blancs, nourris exclusivement de glucose, un processus atrophique se développe à la périphérie. Ce processus se manifeste généralement sous l'aspect d'une dégénérescence granuleuse suivie de dégénérescence graisseuse et de tuméfaction trouble. Nous n'avons jamais réussi à découvrir à ces endroits un seul îlot normalement conservé... »

Grinew conclut : « Si les îlots ne possèdent pas de structure stable, on ne saurait par cela même leur reconnaître de fonction spécifique qui leur soit particulière... »

t. XX, 1911; 4° Ugo Lombroso, *Ergebnisse der Physiologie*, 9e année, 1910, p. 83; 5° Grinew, Structure et fonctions des îlots de Langerhans, *Archives des Sciences Biologiques*, t. XVII, 1912.

1. Méthode et hypothèses concernant les îlots de Langerhans, *C. R. de la Soc. de Biologie*, 19 juillet 1913, p. 80.

« Si le pancréas possède, en plus de la sécrétion externe, une sécrétion interne, il faut reconnaître, déclare Grinew (p. 28), que son substrat matériel est représenté par le tissu tout entier de la glande et non pas seulement par la partie dépendante de ce tissu — les îlots de Langerhans. »

Ces conclusions expérimentales concordent avec certaines dispositions ou trouvailles anatomiques. G. Cotronei[1] a rencontré, dans le pancréas de la tortue grecque (*testudo græca*), des formations dont l'aspect et la vascularisation sont ceux d'îlots de Langerhans. Mais la méthode des coupes sériées a prouvé qu'il s'agit de groupes de conduits s'abouchant à plein canal avec les culs-de-sac zymogènes. Chez la tortue grecque, il n'existe pas de cordons pleins, pas d'îlot de Langerhans. Cotronei se demande si cet appareil canaliculaire représente un équivalent morphologique et fonctionnel du tissu insulaire ou une forme jeune, une ébauche d'îlots. Ces formations correspondent aux îlots des Ophidiens pourvus d'une lumière et qu'on interprète généralement comme des culs-de-sac acineux en voie de transformation insulaire. Pareille explication ne saurait être admise, car, « il concetto di isole con lumi è però morphologicamente errato ».

Tout en accordant à la constatation du fait morphologique toute l'importance qu'il mérite, il ne faudrait pas cependant en exagérer la portée physiologique. Nous sommes toujours par trop enclins à faire de l'anthropomorphisme. Mais si dans la société humaine chaque métier veut son costume, si l'habît fait le moine, il en va tout autrement en cytologie et en biologie. Pour faire du doux (sucre) ou de l'amer (bile), la cellule hépatique a-t-elle besoin de se revêtir d'une autre forme, de changer de structure et de polarité?

II. — Vascularité de l'îlot.

Dès 1879, Renaut[2] a bien décrit la disposition spéciale du réseau sanguin de l'îlot, qu'il appelle *point folliculaire*. « Les points

1. *Bolletino della Societa di Naturalisti in Napoli*, t. XXV, 1913, p. 25.
2. *C. R. de l'Académie des Sciences*, t. LXXXIX, 1879, p. 217, et *Traité d'histologie pratique*, t. II, 1899, p. 1525.

folliculaires sont des formations artérielles. Les rameaux artériels s'y résolvent en une série d'arcs curvilignes enveloppants et communicants, d'où partent vers le centre des capillaires tortueux, très larges, de calibre irrégulier et présentant souvent des élargissements fusiformes ou latéraux. Mais ces capillaires, au lieu de former des boucles comme au centre d'un follicule lymphatique, se terminent chacun par un petit bouquet papilliforme à anses glomérulées... Souvent le glomérule est formé par un capillaire élargi, bosselé, contourné en crosse et en glomérule, mais *terminal*. C'est un cul-de-sac vasculaire, tel que celui des grands vaisseaux irréguliers et en cul-de-sac de la circulation fœtale. D'autres fois, ce vaisseau s'épanouit en une étoile de bourgeons en cul-de-sac; il n'y a point de capillaire efférent. Le centre du point folliculaire est donc occupé par un petit système artériel et *érectile artériel*.

Les veines ne prennent aucune part à ce dispositif vasculaire.

Kühne et Lea[1] ont vu, après avoir injecté le pancréas, que l'îlot est pourvu de capillaires très larges, rappelant l'aspect d'un réseau admirable ou glomérulaire. Cette disposition glomérulaire existe chez le lapin, le chien, le chat et le singe; elle ne s'étend pas à tout le pancréas, car elle se limite aux seuls îlots.

Harris et Gow[2] ont vu l'îlot formé tantôt de cellules serrées, tantôt d'éléments anastomotiques. Ils décrivent de plus de larges espaces, remplis d'hématies et qu'ils regardent comme des capillaires géants.

Laguesse[3] divise les vaisseaux sanguins de l'îlot en *intrinsèques* et en *extrinsèques*. Ces derniers forment à la surface de l'îlot un réseau très riche; ils sont peu dilatés, assez réguliers et privés de gaines amorphes épaissies. Les vaisseaux *intrinsèques* sont des capillaires irréguliers, tortueux, glomérulés par places, offrant parfois aussi des cæcums.

Pour Laguesse, les afférents et les efférents sont de simples capillaires. Ce sont les artérioles qui y envoient de gros afférents.

1. *Untersuchungen der physiol. Institutes der Universität Heidelberg*, t. II, p. 448.
2. *Journal of Physiology*, t. XV, 1894.
3. *Anatomie de Poirier*, t. IV, p. 826, et *Archives d'anatomie microscopique*, t. XI, 1909-10.

Sobolew[1] convient de l'aspect glomérulaire du réseau capillaire de l'îlot; cependant l'assimilation n'est pas parfaite, car il manque au glomérule une artériole efférente.

A. Pensa[2] trouve (*loc. cit.*, p. 98) que, chez l'anguille, les petits îlots sont pourvus d'un réseau capillaire qui n'est que la continuation du réseau capillaire du reste du pancréas. Dans les grands îlots, au contraire, les capillaires sont dilatés, et, en quelques points, on en voit partir des rameaux qui semblent pénétrer entre les cellules constituant les cordons de l'îlot[3]. Sur les pièces injectées, la matière à injection semble pénétrer dans les interstices cellulaires. Il est difficile de savoir, dit Pensa (*loc. cit.*, p. 100), si les vaisseaux s'ouvrent réellement entre les cellules ou bien s'il y a extravasation par rupture du revêtement endothélial.

Sur la *Couleuvre*, les capillaires de l'îlot, continuation directe de ceux des capillaires inter-acineux, sont légèrement plus amples que ces derniers (*loc. cit.*, p. 104).

Chez les *Oiseaux*, le réseau capillaire de l'îlot n'est que la continuation du réseau inter-acineux et, chez beaucoup d'oiseaux, il lui ressemble tellement que, sur les coupes non colorées, on ne saurait l'en distinguer. Chez d'autres (Vanneau), les capillaires de l'îlot sont plus amples et ont un trajet plus tortueux.

Pensa a vu, sur le Chien et le Cobaye, le réseau capillaire de l'îlot faire suite à celui du tissu acineux; de plus, il a constaté dans l'îlot la présence d'artérioles, comme Laguesse l'a vu chez l'Homme. Les mailles du réseau sont plus touffues, les capillaires sont plus larges et plus variqueux que dans le reste du pancréas. Chez le hérisson, les capillaires élargis se coudent fortement.

Chez les *Carnivores* (Chien, Loup, Chat), les capillaires tortueux de l'îlot non seulement sont dilatés, mais quelques-uns se terminent par un cæcum entre les cordons cellulaires[4]. Les vaisseaux sont

1. *Archiv f. pathol. Anatomie u. Physiol.*, t. CLXVIII, 1902.

2. Observazioni sulla distribuzione dei vasi sanguigni e dei nervi nel pancréas, *Internat. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.*, t. XXII, 1905.

3. Tali propaggini si staccano anche da quelle che appaiono come terminazioni a fondo cieco dei capillari (*loc. cit.*, p. 99).

4. « Alcuni sembrano terminare anche a fondo cieco fra i cordoni cellulari » (fig. 2, *loc. cit.*, p. 110).

représentés, dans les petits îlots, simplement par deux ou trois capillaires dilatés.

Chez le *Cobaye*, l'îlot est parfois entouré d'une capsule conjonctive. Les vaisseaux capillaires y sont larges. Partout, chez les Mammifères, la paroi des capillaires repose immédiatement sur les cellules des cordons. Chez le Cobaye, plusieurs capillaires se rencontrent entre deux cordons et forment un plexus vasculaire. Toujours entre le sang et le cordon est interposé un revêtement endothélial.

Pensa conclut : « Questi capillari (de l'îlot de Langerhans) sono considerevolmente più ampii di quelli decorrono fra i tuboli ghiandolari (*loc. cit.*, p. 117).

Lydia Dewitt[1] n'a pas pu établir de relations entre les artères et les vaisseaux de l'îlot; jamais miss Dewitt n'a observé dans l'intérieur de l'îlot un vaisseau à paroi musculaire. Le vaisseau principal de l'îlot est toujours en relation avec une veine et non point avec une artère. Si l'on injecte séparément les artères et les veines du pancréas, la masse poussée dans la veine remplit seule le réseau de l'îlot. Donc ce sont les veines qui se ramifient dans l'îlot et se relient au réseau capillaire qui existe entre les culs-de-sac glandulaires. Les veines de l'îlot y forment un plexus très riche à parois minces et à trajet irrégulier. Les vaisseaux de l'îlot sont des sinusoïdes, c'est-à-dire des dilatations de vaisseaux capillaires qui sont surtout en relation avec les veines. Les cellules endothéliales de ces vaisseaux capillaires reposent immédiatement sur les cellules épithéliales de l'îlot.

III. — Relations des capillaires sanguins avec les cellules insulaires.

Les auteurs que nous venons de citer décrivent plus ou moins implicitement un revêtement endothélial continu dans tout le système capillaire de l'îlot. Cependant plusieurs observateurs ont

1. Morphology and Physiology of areas of Langerhans in some Vertebrates, *The Journal of experim. medecine*, vol. VIII, 1906.

signalé un fait singulier : c'est la *présence d'hématies en dehors des vaisseaux sanguins, dans l'intervalle des cellules insulaires.*

Ceux qui avaient préalablement poussé une masse à injection dans le système sanguin mettaient ce fait sur le compte d'une rupture vasculaire, suivie de la sortie mécanique du sang. Un des premiers, M. Laguesse[1], après avoir décrit la structure du pancréas embryonnaire du mouton, ajoute : « Outre ces îlots typiques, il existe une variété singulière, des *îlots creux remplis d'hématies;* 5 ou 6 hématies se trouvent dans une sorte de méat intercellulaire sans paroi propre ou bien une vingtaine d'hématies au milieu de plusieurs assises de cellules troubles. » Dans la figure 82, Laguesse représente cette variété en voie de formation : l'îlot présenterait de la résorption vers le centre et il y aurait arrivée d'hématies une à une. Dans la figure 9, planche IV, il figure un îlot semblable. M. Laguesse se demande si les hématies arrivent au centre de l'îlot par mobilité propre. Il incline à penser que le centre de l'îlot subit une véritable fonte cellulaire (*sécrétion interne*). Cette sécrétion interne aurait une action sur le globule rouge. Le résultat de cette action serait la formation d'une ou de plusieurs substances nécessaires à l'organisme.

Chez l'adulte, ces produits prendraient naissance dans les vaisseaux; chez l'embryon, grâce à la mobilité des hématies, ils pourraient se former sur place dans certains îlots (*îlots à hématies*). Revenant sur ce point, M. Laguesse complète sa pensée :

« Une particularité très intéressante mais un peu énigmatique est, dit Laguesse[2], la présence d'*îlots à hématies.* A tout âge[3], on trouve un grand nombre d'îlots à hématies. Ces hématies sont logées dans un large méat intercellulaire ou dans de larges poches sanguines. Ces hématies existent de très bonne heure dans les îlots primaires, comme dans les secondaires, et à une époque où les premiers ne contiennent aucun vaisseau. Chez ceux-ci, au moins, elles ne semblent donc ne pouvoir pénétrer que par diapédèse. Mais il est vraisem-

1. Histologie du pancréas, *Journal de l'anatomie,* 1896, p. 218.
2. Le Pancréas, *Revue générale d'histologie*, 2e partie, 1906, p. 32.
3. Chez le fœtus; chez l'adulte (Mouton, Homme), nous n'avons pu trouver qu'à titre assez exceptionnel les îlots à hématies.

blable que secondairement ces cavités finissent par se mettre en rapport avec les vaisseaux pour y vider leur contenu. Quelques cellules troubles peuvent flotter dans le sang. D'autres grossissent, englobent les hématies et exercent manifestement vis-à-vis d'elles une action phagocytaire : on y retrouve des débris et des pigments d'origine hématique... » Quelques hématies semblent avoir subi l'action des sucs digestifs ou des produits de la sécrétion interne... Pour M. Laguesse[1], la sécrétion interne a une action sur le globule rouge, « sur l'hémoglobine du sang et le résultat de cette action est la formation d'une ou de plusieurs substances nécessaires à l'organisme. Chez l'adulte ces produits se formeraient dans les vaisseaux ; chez l'embryon, grâce à la mobilité des hématies, ils pourraient se former en outre dans certains îlots. »

Giannelli[2] observe, de son côté, dans le pancréas du Rat des hématies au milieu des cellules insulaires.

Giacomini[3] montre que le pancréas de la Lamproie est formé de vésicules closes, revêtues d'épithélium. Or, nombre de ces vésicules sont remplies de sang et analogues aux îlots des vertébrés supérieurs qui contiennent des hématies extra-vasculaires.

Pochon[4] a vu, dans les îlots des Mammifères domestiques, des espaces creux ou plutôt des vacuoles dans lesquelles se trouvent des hématies et des cellules en voie de régression. Il se demande s'il s'agit de destruction d'hématies. Il a vu des hématies anhémoglobiques dans les capillaires dilatés de l'îlot. L'absence de paroi continue aux capillaires semble indiquer, conclut-il, des échanges intimes entre les cellules de l'îlot et le sang.

Telles sont les données et les explications que nous avons pu trouver dans les auteurs en ce qui concerne les hématies extra-vasculaires. Ayant vu par nos recherches sur les follicules clos tégumentaires des phénomènes analogues, nous avons songé à vérifier si dans les îlots de Langerhans l'histogenèse des hématies se fait de la même façon.

1. *Journal de l'anatomie*, 1895, p. 222.
2. *Atti della R. Academia dei Phisiocritici*, ser. 4 vol., X, 1898.
3. *Verhandlungen der anat. Gesellschaft*, 14e session, p. 44, 1900.
4. *Archiv f. wiss. u. praktische Tierheilkunde*, t. XXXIV, p. 616, 1908.

Deux mots d'abord sur la structure et les réactions des cellules insulaires.

Les cellules insulaires, dit von Ebner[1], sont disposées en un réseau (sur les coupes). Ces cellules montrent des granulations et, sur les pièces fixées au sublimé, un aspect réticulé ou spongieux. Elles ont une figure polyédrique et sont plus petites que les cellules acineuses. Leurs noyaux sont elliptiques, possèdent un réticulum chromatique et ne montrent jamais de corpuscules nucléaires aussi volumineux que les cellules acineuses.

« Les îlots sont formés de groupes de cellules épithéliales[2]. »

Pour beaucoup d'auteurs, ce sont des cellules *sui generis*, d'origine épithéliale, selon les uns, de provenance mésodermique, selon d'autres.

Laguesse[3] les décrit chez l'embryon comme « de grosses cellules polyédriques régulières, troubles, éosinophiles, très finement vacuolisées, ayant en un mot les mêmes caractères généraux que chez l'adulte ».

Il se développe sur les embryons plus âgés des îlots secondaires : « chacun de ceux-ci provient de la métamorphose d'une ou plusieurs cavités sécrétantes[4] dont la lumière disparaît, dont les cellules perdent leur zymogène et acquièrent les caractères signalés plus haut; au bout d'un temps plus ou moins long, il redevient cavité sécrétante. A partir de ce moment, et pendant toute la vie, les différentes portions de la glande peuvent ainsi, par une sorte de balancement, fonctionner alternativement comme îlots pleins ou comme acini. »

Nous n'avons jamais, dans nos recherches sur les nombreux organes que nous avons étudiés, assisté à un pareil balancement; nous avons toujours constaté dans l'évolution protoplasmique une marche ou une courbe constante marquée par une période d'ascension, d'état adulte, puis de déclin. Aussi nous a-t-il paru intéressant d'étudier, dans des conditions bien déterminées, le développement des îlots, leur évolution et leur structure.

1. *Kölliker's Handbuch*, 6e édit., t. III, p. 254.
2. Stöhr, *Lehrbuch der Histol.*, 14e ed., 1910, p. 267.
3. *Anatomie de Poirier*, t. IV, p. 827.
4. Acini.

Observations personnelles. — Soumettant des Cobayes à l'alimentation insuffisante, les pesant chaque jour, puis les sacrifiant à la période ultime de l'inanition, nous avons obtenu[1] les résultats suivants[2].

Ce sont les cellules acineuses qui donnent naissance aux îlots : les cellules acineuses possèdent un réticulum basophile ou chromophile et un hyaloplasma, éosinophile. Lorsque la cellule acineuse devient insulaire, le réticulum prend non plus l'hématoxyline, mais l'éosine. Quant aux *noyaux*, les noyaux des cellules acineuses sont pourvus d'un réticulum hématoxylinophile avec 5 ou 6 grains également hématoxylinophiles, avec un caryoplasma rare que teint l'éosine. Lorsque la cellule acineuse se transforme en cellule insulaire, on voit disparaître le réticulum, mais les grains hématoxylinophiles persistent plus longtemps dans le caryoplasma dont la masse se teint en rouge par l'éosine.

Peu à peu, le cytoplasma de la cellule insulaire perd également son réticulum hématoxylinophile. Puis, il se vacuolise; d'où l'aspect spongieux de l'îlot au 2e stade. A mesure que le cytoplasma se vacuolise et se résorbe les noyaux se colorent par l'orange, comme les hématies intra-vasculaires. La disparition du cytoplasma met ensuite en liberté les noyaux hémoglobiques qui donnent ainsi naissance aux hématies extravasculaires. Enfin, ces amas d'hématies sont mis en communication avec le réseau vasculaire dont ils représentent des prolongements en cæcum.

En résumé, pour former l'îlot, la cellule acineuse se modifie; elle perd ses caractères de jeune protoplasma, devient acidophile; finalement son cytoplasma disparaît par fonte et le noyau, devenu hémoglobique, se transforme en hématie.

Tout îlot *vieux* est un îlot à hématies. Le jeûne, l'anémie provoquent non seulement la formation de nombreux îlots, mais favorisent le développement des îlots à hématies.

Critique. — Mentionnant dans cette même note (5 juillet 1913,

1. Origine et évolution des îlots de Langerhans, *C. R. de la Soc. de Biologie*, 5 juillet 1913, p. 4.
2. Fixation par le Zenker-formol et coloration par l'hématoxyline, puis par l'éosine-orange-aurantia.

p. 6) les faits et les interprétations de nos devanciers, nous avons écrit :

« Laguesse chez le fœtus, Giannelli et Pochon chez l'adulte, ont vu des hématies entre les cellules épithéliales, c'est-à-dire en dehors du revêtement endothélial. Laguesse interprète la présence des hématies en plein tissu insulaire en admettant : 1° une fonte cellulaire due aux produits de la sécrétion interne; 2° un épanchement d'hématies dans la poche ainsi créée... Pour nous, au contraire, les hématies des îlots doivent leur origine : 1° à la transformation hémoglobique des noyaux des cellules insulaires ; 2° à la fonte du cytoplasme de ces dernières; 3° à la mise en liberté des noyaux hémoglobiques. »

M. Laguesse a constaté le fait de l'existence d'hématies en dehors des vaisseaux et il l'explique par une hypothèse, qu'il n'a pas vérifiée. Libre à chacun de croire que nous nous sommes contentés de la constatation du même fait et que notre rôle s'est *réduit* à substituer une autre hypothèse à celles déjà émises, en nous fondant sur des apparences faciles à découvrir.

« MM. Retterer et Lelièvre s'appuient sur ma propre description de certains « îlots à hématies », écrit M. Laguesse[1], pour soutenir leur théorie selon laquelle les noyaux des cellules épithéliales de certains îlots seraient destinés à se transformer en hématies. Or il y a là un malentendu, je ne crois pas avoir fourni des faits à l'appui de cette théorie, bien au contraire. »

D'accord; du propre aveu de M. Laguesse, sa description défie tout emprunt et, nous avons dû recourir à l'expérimentation exacte pour déterminer l'origine de ces hématies.

Nous avons anémié des cobayes par l'alimentation insuffisante, ce qui ne provoque ni congestion ni rupture vasculaire, ni suffusions sanguines dans les organes digestifs et le pancréas en particulier. Ensuite nous avons fixé dans des réactifs appropriés et coloré d'une façon précise les éléments du pancréas pour suivre les modifications que subit la cellule acineuse, lorsqu'elle se transforme en cellule insulaire.

1. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 19 juillet 1913, p. 79.

Enfin nous avons (ce qui n'a été tenté par aucun de nos devanciers) assisté aux changements morphologiques et structuraux par lesquels passe la cellule insulaire au fur et à mesure qu'elle évolue. Nous avons vu le cytoplasma se vacuoliser, se désagréger et se fluidifier pendant que les noyaux perdent leur basophilie, deviennent hémoglobiques et finissent, grâce à la fonte cytoplasmique, par être mis en liberté à l'état d'hématies extra-vasculaires. Nos observations cytologiques ont étendu et développé nos connaissances, ce qui nous a permis d'expliquer, ce nous semble, les faits d'une façon plus rationnelle qu'on ne l'a fait jusqu'à présent.

Notre position est ici la même que celle où nous nous trouvons à l'égard des auteurs qui soutiennent la provenance *intra-vasculaire* des hématies observées dans les ganglions lymphatiques. Nombre de pathologistes ont, en effet, vu des hématies dans les sinus caverneux ou périphériques des ganglions; mais, au lieu de suivre leur développement histogénétique dans le tissu même du ganglion, ils ont eu recours à l'hypothèse : les uns croient que les hématies y sont amenées par les vaisseaux afférents qui les ont recueillies dans les organes périphériques; les autres admettent une fragilité morbide de la paroi des vaisseaux sanguins du ganglion et sa rupture consécutive; d'autres encore attribuent la présence des hématies extra-vasculaires à la diapédèse de ces éléments se déplaçant par mouvements propres et allant au-devant des phagocytes des ganglions.

Toutes ces observations sont utiles, parce qu'elles constatent la présence d'hématies en plein tissu ganglionnaire ou insulaire, en dehors des vaisseaux sanguins, mais tant que les pathologistes se borneront à invoquer des théories pour les interpréter, le problème ne s'éclaircira point. Ils produiront de gros volumes où les faits sont noyés dans les flots de l'argumentation scolastique. Pour arriver à quelque précision, il faudra aborder l'histogénèse qui seule, comme je l'ai montré pour les ganglions lymphatiques[1], nous fait assister à l'élaboration des hématies aux dépens des cellules mêmes du tissu.

1. Voir Retterer, *Journal de l'Anatomie*, 1907, p. 91 et 106.

Vers la fin du XIXe siècle, M. Ranvier montra que les ganglions embryonnaires figurent des taches rouge vif. Il aperçut des amas d'hématies et il attribua leur origine au bourgeonnement des vaisseaux sanguins eux-mêmes (angiome simple). Tous les histologistes croient cela comme l'évangile; c'est le point de départ de toutes les recherches du XXe siècle. Il m'a fallu seize années de recherches histogénétiques et expérimentales pour élucider ce point.

Après avoir établi, dès 1900, que les ganglions *adultes* élaborent constamment des hématies et tenant compte des conditions spéciales où se trouve le ganglion *embryonnaire*, nous avons pu prouver que, dès le principe, les ganglions non seulement sont hématiformateurs, mais que les hématies s'y développent *en dehors* des parois vasculaires et aux dépens des cellules mêmes du ganglion.

Nos recherches prolongées sur les follicules clos tégumentaires, nos expériences sur la transformation des cellules épithéliales en tissu conjonctivo-vasculaire, nos études sur la genèse des hématies nous avaient préparés à examiner fructueusement les îlots de Langerhans. Nous n'étions guère exposés à dévier de l'observation directe et personnelle pour tomber dans les sentiers détournés des nombreuses théories insulaires : fixité, spécificité et permanence de la cellule insulaire, d'une part, variabilité dans le sens d'alternatives de jeunesse et de vieillesse, acini intervertis, puis changement de polarité de la cellule insulaire, de l'autre. Loin d'invoquer la diapédèse, les toxines insulaires ou hématogènes, les ruptures vasculaires, nous avons recouru à des méthodes appropriées pour voir naître l'hématie dans l'îlot. Au lieu de disputes de mots, d'argumentation doctrinaire qui ne sont que jeux d'enfants, nous avons réalisé les conditions expérimentales pour observer des faits qui établissent l'origine, l'état adulte et le déclin de la cellule insulaire, bien persuadés que, dans le pancréas, la matière vivante obéit aux mêmes lois que partout ailleurs. Si nous avons pu confirmer l'origine acineuse de la cellule insulaire, nous avons eu de plus la bonne fortune de déterminer ses phases évolutives et le terme ultime de son cours. C'est surtout l'étude de ce dernier stade qui nous a donné, à notre avis, les résultats les plus inté-

ressants. En un mot, si les cellules insulaires descendent des cellules acineuses, *elles se transforment de bonne heure : elles perdent leur caractère épithélial pour donner naissance à des hématies. C'est cette hématiformation aux dépens des cellules insulaires qui produit les amas sanguins extra-vasculaires, auxquels jusqu'à présent on assignait une origine étrangère et uniquement hématogène.*

Après cette mise au point, il ne pourra subsister, dans l'esprit le plus chagrin, aucun doute sur les faits nouveaux que nous avons observés et sur l'interprétation que nous en donnons : il n'y a là ni malentendu, ni maldonne, ni équivoque.

IV. — Conclusion.

Les amas sanguins qui se développent en dehors des parois vasculaires de l'îlot de Langerhans sont dus à la transformation hémoglobique des noyaux des cellules insulaires et à la fonte du cytoplasma. Étendant et élargissant le système capillaire, ces amas sanguins donnent à ce dernier plus d'ampleur et le munissent de prolongements en cæcums.

Les appareils ciliés et leurs dérivés[1]

Par A. PRENANT

Professeur à la Faculté de médecine de Paris.

CHAPITRE IV

APPAREILS CILIÉS — CILS VIBRATILES

I. — Schéma général de l'appareil cilié vibratile.

Plus nombreuses encore que les cellules flagellées sont celles où la surface libre du corps est hérissée de petits prolongements très fins, quelquefois fort longs, doués d'un mouvement vibratile spécial et qu'on appelle pour cette raison des *cils vibratiles*. Ce sont là, comme les flagelles, des organes de mouvement de la cellule.

Les cellules qui les présentent sont tantôt des êtres unicellulaires, tantôt des éléments de tissu des Métazoaires.

Les Protistes pourvus de cils sont les Infusoires Ciliés. Les cils sont distribués diversement suivant les espèces, et leur situation sert, on le sait, de principe à la classification des Infusoires Ciliés.

Les cellules de tissu des Métazoaires qui portent des cils vibratiles sont les *cellules vibratiles*. Elles sont de nature épithéliale et font partie d'épithéliums de revêtement, soit de la surface du corps, soit des cavités digestive, cœlomique et autres. Elles portent les cils en plus ou moins grand nombre sur leur face libre, et ces cils se meuvent librement dans le milieu ambiant ou le liquide cavitaire.

1. Voir *Journal d'Anatomie*, novembre-décembre 1912, janvier-février 1913.

Les cellules vibratiles sont extrêmement répandues chez les Métazoaires. Cependant un groupe entier, celui des Arthropodes, paraît être privé de cellules portant des cils effectivement vibratiles. Il en est de même chez les Nématodes. Pour les Arthropodes, il n'y a que deux observations de cils vibratiles, dont l'une n'a pas été renouvelée et dont l'autre est erronée. Fol, 1896, a signalé l'existence de cellules vibratiles dans les canaux en lacet du Péripate. Vignon, 1899, 1900, a décrit dans l'intestin des larves de Chironome une bordure de cils vibratiles, trouvant là un cas unique et remarquable de ciliation chez les Arthropodes. Mais Léger, 1902, a montré sur ce même objet que Vignon avait été induit en erreur par un revêtement de Spirochètes fixés à la surface de l'épithélium intestinal. Léger et Duboscq, 1909, ont d'ailleurs retrouvé chez la larve d'une espèce voisine, la Ptychoptère, un revêtement semblable de Spirochètes.

L'observation, faite sur le vivant, d'un Infusoire Cilié ou de la cellule vibratile d'un Métazoaire fait assister au spectacle du mouvement vibratile, mais apprend peu de chose sur la constitution des cils et des cellules ciliées. On voit que les cils s'implantent sur la pellicule superficielle de l'Infusoire, ou dans le cas de la cellule épithéliale vibratile sur une bande réfringente plus ou moins épaisse dite « plateau cellulaire ».

L'examen de cellules ciliées de Métazoaires fait à de forts grossissements, après fixation et coloration, permet de reconnaître, comme Engelmann, 1880, l'a découvert et comme Frenzel, 1886, l'a vérifié après lui, que la constitution d'une cellule vibratile n'est pas aussi simple qu'il paraît tout d'abord et sur le vivant. La bordure de cils vibratiles qui garnit la surface libre de la cellule est un appareil compliqué, un multiple d'individus ciliés, dont chacun se compose de plusieurs pièces. Les recherches d'Engelmann et de Frenzel ont établi le schéma suivant, vérifié depuis par tous ceux qui se sont occupés de la question. Chaque cil vibratile, chaque organite ou individu cilié comprend les trois parties essentielles suivantes (fig. 57) :

1° Le *cil* proprement dit, *pièce libre* ou *terminale* (*c*), qui se meut dans le milieu ambiant;

2° Le *corpuscule basal* ou *grain basal*, dit aussi *pièce basale*, « pièce pédieuse » (*cb*), qui est un granule fixé au niveau du plateau cellulaire superficiel, à la constitution duquel il prend part, et qui sert de point d'implantation à la pièce terminale;

3° La *racine ciliaire*, « pièce » ou « fibre radiculaire » (*r*), filament qui, du corpuscule basal auquel il s'attache aussi, se prolonge plus ou moins loin dans l'intérieur du protoplasma cellulaire.

L'organite cilié se décompose ainsi en une série d'articles successifs : le cil proprement dit ou pièce terminale; le corpuscule basal ou pièce basale; la racine ou pièce radiculaire. Nous verrons plus loin qu'on connaît des cellules (*Centralgeisselzellen*), où le schéma de l'organite cilié se présente dans toute sa simplicité, parce que chacune de ces cellules, au lieu d'être pluriciliée, de porter plusieurs de ces organites élémentaires, n'en porte qu'un seul, est uniciliée.

Fig. 57. — *Schéma d'une cellule vibratile.* — *c*, cil ou pièce terminale; *b*, bulbe du cil; *cb*, corpuscule basal relié au cil et particulièrement à son bulbe par un article rétréci, la pièce intermédiaire *i*; *r*, racine ciliaire, toutes les racines convergent en un cône radiculaire qui s'effile lui-même en une fibre radiculaire; *p*, plateau cellulaire formé par l'ensemble des corpuscules basaux et des pièces intermédiaires plongées dans une substance fondamentale commune.

Les seules parties constantes dans l'organite cilié sont le cil, le corpuscule basal et la racine. Mais d'autres viennent souvent augmenter la complication de l'individu cilié. Les recherches minutieuses de Frenzel ont montré la grande variété de dispositions qu'on peut observer dans l'appareil ciliaire de divers Lamellibranches (*Mytilus*, *Cardium*, *Mya*, etc.). La complication et la variété portent sur les corpuscules qu'on peut trouver. Au lieu d'un seul corpuscule basal entre le cil et la racine, il peut y en avoir deux, séparés par un court « article intermédiaire ». Ces deux corpuscules peuvent résulter du dédoublement réel du corpuscule basal. Dans d'autres cas, le plus élevé des deux est un nodule

surajouté, une partie épaissie du cil qu'on nomme « bulbe » du cil (fig. 57, *b*). Les deux complications peuvent coexister (fig. 58, A). Des articles intermédiaires rétrécis et filiformes, différemment longs selon les cas, relient entre eux ces divers granules (fig. 58, A). Böhmig, 1891, chez divers Turbellariés rhabdocèles a observé une complication plus grande encore (fig. 58, B). Au-dessous du bulbe du cil, il n'a pas compté moins de trois corpuscules basaux superposés, reliés par des articles intermédiaires très fins.

Les divers nodules d'un cil et les fils qui les relient, en se

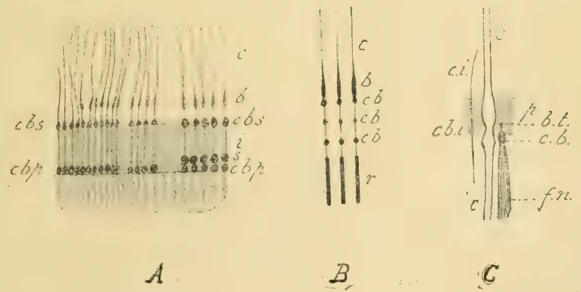


Fig. 58. — *Divers cas de complication de l'appareil basal des cils*, d'après Frenzel et Böhmig, et *Schéma de la cellule de l'intestin d'Anodonte*, d'après Apathy. — A. Schéma de Frenzel ; *c*, cils ; *b*, bulbes des cils ; *cbs*, *cbp*, corpuscules basaux superficiels et profonds ; *i*, pièces intermédiaires ou bâtonnets pédieux ; *s*, corpuscules surnuméraires situés sur le trajet des pièces intermédiaires (Schéma de l'appareil ciliaire de divers Lamellibranches). — B. Schéma de Böhmig (appareil ciliaire d'un Turbellarié, *Plagiostomina sulphureum*) ; trois corpuscules basaux, *cb*, superposés, reliés par des filaments intermédiaires ; *r*, racines ciliaires. — C. Schéma d'Apathy ; *c*, cils ; *p*, plateau cellulaire ; *f.n*, faisceau de fibrilles nerveuses représentant la prétendue racine ciliaire ; *cb*, corpuscule basal situé à l'extrémité de ce faisceau fibrillaire ; *b.t*, bouton terminal de ce faisceau. — En outre, *c.i*, cil intermédiaire, et *cbi*, corpuscule basal intermédiaire qui lui correspond.

répétant, à la même hauteur, pour les cils d'une même cellule, produisent à la surface de la cellule examinée à des grossissements différents des aspects variables selon l'objectif employé. A un fort grossissement, on voit se juxtaposer au même niveau : une rangée de pièces basales plus sombres et plus colorées ; une série de filaments verticaux clairs et incolores répondant aux pièces intermédiaires ; de nouveau une rangée de corpuscules assez sombres et assez colorés représentent les bulbes des cils. Si l'on examine les cellules avec un grossissement moins fort, les grains d'une même rangée se fondent dans une bande qui paraît homogène. A un grossissement plus faible encore les diverses bandes formées par les granules se confondent dans une seule bordure ;

elle revêt la cellule d'une sorte de plateau, le *plateau cellulaire*, à la surface duquel s'implantent et s'agitent les pièces terminales des cils.

En somme l'appareil vibratile d'une cellule est composé d'un grand nombre d'organites élémentaires juxtaposés, d'*individus ciliaires*, formés chacun par un certain nombre de pièces superposées, alternativement nodulaires et filamenteuses, qui sont toujours au moins au nombre de trois : le cil, le corpuscule basal et la racine.

Ce schéma a été presque universellement adopté et vérifié une foule de fois. Apathy cependant (1897), qui a reconnu dans les cellules vibratiles les diverses parties décrites par ses prédécesseurs, les a interprétées autrement. Pour lui, le cil vibratile ne se compose pas d'une série d'articles superposés et continus les uns avec les autres (cil, pièce basale, racine). Car les cils alternent avec les racines; les cils se colorent autrement que les racines; les réactions des uns et des autres à la lumière polarisée ne sont pas les mêmes. Le fait principal est l'alternance des cils et des racines (fig. 58, C); le cil (*c*) se prolonge par un filament dans l'épaisseur du plateau (*p*); c'est à côté du prolongement ciliaire que se trouve un petit granule sombre (*b. t.*), relié par une fibrille à un autre granule (*cb*) représentant le corpuscule basal, duquel part un faisceau de fibrilles nerveuses (*f. n.*) qui est la prétendue racine ciliaire. Ces granules, la fibrille qui les unit et la racine ciliaire, seraient la terminaison de fibrilles nerveuses primitives, que caractérise leur coloration par la méthode à l'or employée par Apathy. Metalnikoff, 1900, qui a retrouvé la discordance des cils et des racines, s'est rallié à la manière de voir d'Apathy. Ainsi, selon Apathy, l'appareil vibratile complet d'une cellule ciliée correspond à deux systèmes au moins, qui sont bien distincts : un système de fibrilles contractiles très spéciales, qui sont les cils vibratiles proprement dits, puis le système des racines ciliaires, que l'auteur interprète comme un appareil de terminaison nerveuse intracellulaire.

Partant des premières observations d'Engelmann et de Frenzel, qui ont établi le schéma et le type normal et habituel de constitution

de l'appareil vibratile, nous devons à présent examiner en détail les caractères des diverses pièces de l'organite cilié élémentaire.

II. — Le cil ou pièce terminale.

1° *Morphologie externe du cil.*

Le nombre des organites ciliés élémentaires, et par conséquent des cils ou pièces terminales qui garnissent la surface d'une cellule, varie dans de très larges limites. Les cas extrêmes sont présentés par les Infusoires Ciliés d'une part et d'autre part par ces cellules que nous avons appelées *Centralgeisselzellen*. Dans ces dernières il n'y a qu'un individu cilié ; une seule expansion ciliaire, très fine et délicate, surmonte la face libre de la cellule. Chez les Infusoires Ciliés, le nombre des cils peut être extrêmement grand : 2 500 chez *Paramœcium aurelia*, et même 10 000 chez *Balantidium elongatum* (Bütschli, 1889).

Les cils sont plus ou moins longs, tantôt courts et épais, tantôt au contraire très longs et très ténus. Ils peuvent atteindre dans certains cas des dimensions gigantesques. Il en est ainsi, par exemple, pour les cils de la néphridie du Lombric; ces cils sont disposés en deux faisceaux insérés en deux points opposés de la paroi épithéliale. Il en est de même de ceux que portent, chez divers groupes de Vertébrés (Cyclostomes, Reptiles), les cellules du segment postglomérulaire du tube urinifère. Dans ces deux cas, les cils, après s'être élevés normalement à la surface épithéliale et avoir ainsi atteint l'axe du canal, s'infléchissent à angle droit et deviennent parallèles à cet axe, tout en s'accolant les uns aux autres. Il en résulte, sur les coupes transversales, des points qui sont la section d'autant de cils et, sur les coupes longitudinales, l'aspect d'une natte de cheveux, qui s'enrichit, sur son trajet dans l'axe du canal, d'autant de mèches qu'il y a de cellules ciliées. De nombreux autres exemples de cils exceptionnellement longs pourraient être donnés. J'ajouterai ceux que j'ai observés sur certaines parties des appendices du tégument chez une Annélide, le *Malacoceros* (fig. 67).

Malgré un désordre apparent, les cils sont toujours disposés

régulièrement à la surface de la cellule, où leur implantation se fait suivant des lignes définies. Chez les Infusoires Ciliés et chez la plupart des Holotriches notamment, ils sont disposés en rangées, qui par rapport à l'axe du corps sont méridiennes, spirales ou de toute autre direction. D'après Maupas, 1883; Jonkowski, 1888; Prowazek, 1901; Wallengren, 1901; Kölsch, 1902; Maier, 1903; Schuberg, 1905, leur distribution linéaire fait défaut chez certains types, par exemple les Paramécies, où les cils couvrent régulièrement la surface du corps, situés à égale distance les uns des autres. Les cils s'implantent toujours chez les Ciliés dans une dépression de la surface du corps, dont la forme correspond à la distribution des cils; le plus souvent donc, les rangées de cils s'implantent au fond de sillons qui leur correspondent; chez les Paramécies où les cils s'insèrent isolément sur le corps, il y a pour chacun d'eux une petite fossette d'insertion distincte, comme l'ont vu les auteurs précités. Schuberg a constaté, avec plus de précision, qu'ils prennent attache au centre d'un petit champ polygonal limité par des travées de la couche alvéolaire du corps. Maier a montré que la présence des sillons ou fossettes de la surface de l'Infusoire est liée à l'existence des cils; car chez *Chilodon* la face dorsale qui est nue est lisse aussi, tandis que la face ventrale est à la fois ciliée et sillonnée; la face ventrale est pourvue de cils et creusée de sillons dans toute son étendue chez *Chilodon cucullus*, tandis que chez *Chilodon uncinatus* il y a des plages dépourvues de cils qui sont aussi sans sillons.

Dans les cellules ciliées des Métazoaires, les cils s'implantent d'ordinaire régulièrement à la surface de la cellule. La modalité de leur implantation est rendue très évidente sur les vues de face des cellules par la disposition des corpuscules basaux, fortement colorés. Tantôt ceux-ci, et par conséquent les cils qui s'y insèrent, sont disposés sans ordre; d'autres fois ils sont distribués dans chaque cellule en un fer à cheval; ailleurs ils sont alignés en rangées, ceux d'une même rangée étant réunis entre eux par une bande colorable (Engelmann, 1880; Heidenhain, 1899). Cette dernière disposition est extrêmement répandue chez les Infusoires Ciliés et ne souffre que peu d'exceptions (voir plus loin).

La direction générale du cil paraît d'ordinaire rectiligne; mais en réalité le cil est plus ou moins incurvé et même représente, d'après Schuberg, 1905, chez les Ciliés, un segment de spirale.

Le cil n'est pas également épais sur toute sa longueur.

On sait déjà qu'il peut offrir à sa base un épaississement qu'Engelmann et Frenzel ont appelé le bulbe du cil (fig. 57, *b*). Il se présente, d'après Engelmann, à la suite de l'action de divers réactifs, comme un petit nodule très réfringent, de 0,5 μ de long, fusiforme ou sphérique. Il est du reste de même nature que la tige du cil, avec laquelle il se continue directement. Engelmann, Frenzel l'ont décrit dans un grand nombre de cellules vibratiles (fig. 58, B); Böhmig, 1891, dans celles des Turbellariés rhabdocèles (fig. 58, B); K. C. Schneider, 1902, dans les cellules uniflagellées (*Geisselzellen*) de l'entéroderme d'*Anemonia sulcata*, de l'intestin moyen d'*Amphioxus*, des diverticules hépatiques d'*Echinaster sepositus*. Dans tous les cas où on a décrit un bulbe du cil, il faudrait prouver, et on ne l'a pas toujours fait, qu'il s'agissait bien d'un renflement de la tige du cil et non d'un corpuscule basal.



Fig. 59. — *Cils avec filament terminal* (Endstück), d'après Schuberg. Paramœcium caudatum. — Méthode de Löffler. × 2250.

A part cet épaississement bulbaire, certains auteurs ont trouvé les cils régulièrement cylindriques; Maupas, 1883, leur attribue chez les Ciliés un calibre égal de la base à la pointe. D'autres, au contraire, ont vu la tige du cil s'effiler à son extrémité libre, soit graduellement, soit tout d'un coup. On a vu (chap. III) que des observations analogues avaient été faites sur les fouets. Tönniges, 1898, et Maier, 1903, ont constaté l'effilement graduel du cil à son extrémité. Dans d'autres cas, l'amincissement est brusque; le cil se compose alors, comme fréquemment le fouet, de deux parties nettement distinctes : l'une proximale plus épaisse, l'autre distale plus mince. C'est Löffler, 1889, qui le premier a fait, sur un Infusoire indéterminé, cette constatation : le cil conservait dans la plus grande partie de son trajet un calibre à peu près régulier,

puis, non loin de son extrémité libre, s'amincissait tout à coup en un filament extrêmement fin, terminé par un petit bouton. Il exprima l'idée que les cils possèdent une gaine, de laquelle leurs parties terminales se libèrent; elles forment de fins filaments protoplasmiques dont les renflements terminaux sont comparables à des organes du tact. Fischer, 1894, Clara Hamburger, 1905, et Schuberg, 1905, confirmèrent l'existence de ce filament terminal plus mince. Les deux parties du cil ainsi que celles des fouets sont analogues et ont été comparées à la pièce principale (*Hauptstück*) et à la pièce terminale (*Endstück*) de la queue du spermatozoïde (Löffler, Fischer). On a interprété de la même façon que pour le spermatozoïde la distinction de ces deux parties : la portion proximale serait constituée par un filament axile entouré d'une gaine; la portion distale serait réduite au filament axile nu.

Quant à la forme que présente le cil sur la coupe transversale, elle est habituellement arrondie, quelquefois ovale (Plenge, 1899). On sait, au contraire, que la section transversale des flagelles varie beaucoup, parce qu'une membrane ondulante plus ou moins large les rend souvent lamelleux.

2° *Nature et structure du cil.*

On se représente ordinairement les cils comme de simples expansions protoplasmiques, et leur substance comme identique à celle du protoplasma. Elle en diffère cependant, non seulement par ses propriétés physiologiques, qui ont fait assimiler (Apathy, 1897) chaque cil à une myofibrille, mais encore par sa nature; de la même façon, Renaut a comparé les cils aux fibrilles ou colonnettes d'une fibre lisse. La matière des cils se distingue du protoplasma par une consistance plus grande, qui se manifeste par une plus forte résistance aux réactifs tels que la soude (Maier, 1903); tous les histologistes savent aussi que les cils se colorent autrement que le protoplasma ordinaire.

Engelmann, 1879, dans ses travaux d'ensemble sur les caractères des organes contractiles, a lié, comme on le sait, le caractère de la biréfringence à la propriété de contractilité. Non seulement

les véritables éléments contractiles, les fibres musculaires, mais encore les fouets, les filaments caudaux des spermatozoïdes et les cils sont biréfringents. La biréfringence des cils et organes similaires a été classiquement acceptée (Maier, 1903). Mais Vlès, 1908, Mac Kinnon et Vlès, 1908, Vlès, 1911, en analysant les conditions d'éclairement produit par ces organes, sont arrivés à cette conclusion, qu'il n'y a de véritablement biréfringents que les organes myoïdes (muscles et myonèmes) et que dans le cas des organes cilioïdes (cils des cellules épithéliales, des Protozoaires, des rames de Cténophores, queues de spermatozoïdes, membrane ondulante de Trypanosome) on a affaire à une fausse biréfringence, à une dépolarisation produite par réfraction ou réflexion.

Bien que les cils soient des organes extrêmement fins, on y a cependant décrit différents détails de structure, que nous indiquerons successivement, en attirant cependant tout de suite l'attention sur un de ces détails, qui a une importance sans doute considérable, et dont, d'ailleurs, l'existence a déjà été mentionnée plus haut. Il s'agit de la présence dans le cil, comme dans le fouet et même dans les axopodes, de deux parties et de deux substances : une fibrille axiale, formée de substance plus solide, et une gaine, faite d'une matière plus molle; la pièce terminale serait formée, comme Löffler l'avait indiqué déjà, par la fibrille axiale seule.

C'est peut-être cette différence de constitution de la partie terminale qui explique certaines particularités d'aspect qui la distinguent. Frenzel, 1886, a observé que la pointe du cil peut être plus brillante que la tige proprement dite. Studnicka, 1899, a vu que la partie terminale est beaucoup plus colorable.

La réfringence et la colorabilité plus grandes de la portion terminale du cil peuvent cependant être attribuées simplement à une condensation de substance à l'extrémité du cil. On a constaté, en effet, plusieurs fois et j'ai vu aussi que cette extrémité, au lieu d'être effilée, est plus épaisse et plus chromatique, et renflée en un nodule. On a fait de ce nodule une sorte de bouton sensoriel du cil, qui fonctionnerait surtout comme organelle de sensibilité tactile.

Les structures les plus invraisemblables ont été attribuées aux cils et aux fouets. Stuart, 1865, chez l'Aplysie, prétend avoir observé

sur le velum cirrhifère, une série de fibres musculaires accolées, consistant en particules musculaires cubiques. Hensen, 1865, signale, tout en soupçonnant qu'il peut s'agir d'artefacts, dans les cils des cellules épithéliales vibratiles de *Pecten jacobæus*, des éléments musculaires quadrangulaires. Kunstler, 1882, a décrit dans les fouets de toute une série de Flagellates une striation transversale comparable à celle des fibrilles musculaires. Fol, 1896, a observé sur les cils du velum de larves de Mollusques des stries transversales analogues à celles des muscles. Plenge, 1898-1901, trouve dans les fouets des zoospores de Myxomycètes des bandes alternativement sombres et claires. Fischer, 1894, qui avait observé sur les fouets de *Polytoma* et de *Bodo* des séries de granules, par lesquelles on pourrait expliquer l'aspect strié en travers, a considéré ces granules comme des produits artificiels. La même structure a été attribuée par Tönniges, 1898, aux cils d'Opaline, qui seraient composés de segments alternativement clairs et sombres. Récemment Kolacev, 1910, fig. 1, a décrit aux cils de différentes cellules (épithélium intestinal d'*Anodonta* et d'*Ostræa*, épithélium trachéal du fœtus humain, Opaline) une striation transversale des plus nettes. Les cils se composent, d'après lui, dans leur partie libre aussi bien que dans leur portion intermédiaire (bâtonnet pédieux) de petits disques fortement colorables qui apparaissent comme des grains, séparés par des parties faiblement colorées; c'est toujours par un article clair que se termine le cil. L'ensemble rappelle extraordinairement une fibrille musculaire striée. A défaut d'une structure striée, Provazek, chez *Polytoma*, *Euglena*, *Megastoma*, *Trepomonas*, a observé après traitement par l'acide osmique des granulations ou des condensations localisées de substance. Bütschli a conclu de ses observations que le cil ou le fouet n'est pas homogène et se compose de matières différentes. Les structures striées ou granulaires n'ont pas été constatées par la généralité des auteurs, qui ont trouvé les cils parfaitement homogènes.

Quant à la structure axiale, celle des fouets a déjà été examinée (chap. II) et les références bibliographiques ont été données à ce sujet. Le filament axile des cils a été plus rarement observé, à cause de la petitesse des objets et de la difficulté de l'examen. Cependant

Koltzoff, 1903, l'a constaté dans les cellules vibratiles de Ptéropodes. Erhard, 1910, prétend avoir prouvé l'existence de la fibre axiale du cil par la préparation suivante : des cellules vibratiles gonflées et fixées ensuite présentent à leur surface des hernies protoplasmiques, dans lesquelles serpentent des fibrilles très fines qui partent chacune d'un corpuscule basal ; chaque fibrille serait le filament axile d'un cil (fig. 9 de l'auteur). (On ne voit pas dans cette figure la relation de chaque fibrille avec un corpuscule basal, cependant indispensable pour l'explication d'Erhard). L'auteur construit un schéma de l'appareil ciliaire, sur lequel nous aurons à revenir, mais dont dès à présent nous pouvons dire qu'il comprend : un squelette axial renfermant le filament axile du cil, le corpuscule et la racine ciliaire, et une gaine qui enveloppe le filament axile du cil et se continue avec le plateau cellulaire.

III. — Le corpuscule basal.

1° *Caractères morphologiques généraux des corpuscules basaux.*

Les corpuscules basaux ont été découverts par Friedreich dans les cellules vibratiles de l'épendyme cérébral d'un enfant; chaque cil correspond à une strie du plateau cellulaire, et cette strie se prolonge à son tour par une ligne descendante dans le corps cellulaire. La description qu'Eimer, 1877, donna ensuite, sur les cellules des branchies de l'Axolotl, est très analogue, mais plus précise : chaque cil repose sur un bâtonnet, qu'une fibrille continue dans l'intérieur du corps cellulaire; le plateau, ou bordure basale des cellules vibratiles, est dû à la juxtaposition de pareils bâtonnets. Engelmann, 1880, montra l'existence générale des bâtonnets, qu'il appela « pièces pédieuses » dans les cellules vibratiles des Métazoaires, et les étudia particulièrement dans l'épithélium intestinal de l'Anodonte. Il vit les cils se continuer directement avec les pièces pédieuses ou corpuscules basaux. Dans le cas où la cellule est recouverte d'un plateau, le cil se prolonge par un filament plus fin et plus délicat, moins solide et moins réfringent que le cil lui-même, qui est le filament intermédiaire ou « pièce intermédiaire »

(*Zwischenstück*). Engelmann confirma l'existence des fibres qui prolongent les pièces pédieuses dans le cytoplasme et nomma ces fibres « racines ciliaires ». Frenzel, 1885, étudia ensuite de très près les corpuscules basaux dans un grand nombre de cellules observées à l'état vivant et décrivit un certain nombre de complications du système de ces corpuscules. Au lieu de former une seule rangée à la surface de la cellule, ils peuvent être disposés sur deux rangs (fig. 58 et 60), l'un au niveau de la face superficielle du plateau cellulaire, l'autre au niveau de la face profonde; les corpuscules profonds sont alors plus volumineux que les superficiels. Dans ce cas (fig. 58, A) chaque corpuscule basal profond (*c. b. p*) est réuni à son congénère superficiel par le filament ou la pièce intermédiaire (*i*) que Frenzel appelle « bâtonnet pédieux » (*c. b. s*) (*Fusstab*), et qui traverse verticalement le plateau cellulaire dans toute sa hauteur. Il peut même exister sur le trajet de ce bâtonnet pédieux un renflement corpusculaire surnuméraire (*s*). De la sorte, dans le cas de plus grande complication, quatre corpuscules se succèdent sur le trajet du cil et du bâtonnet pédieux qui le prolonge : le bulbe du cil; le nodule supérieur du bâtonnet pédieux; un nodule accessoire de ce même bâtonnet; enfin le nodule inférieur du bâtonnet pédieux qui représente le corpuscule basal proprement dit (fig. 58, A, partie droite de la figure).

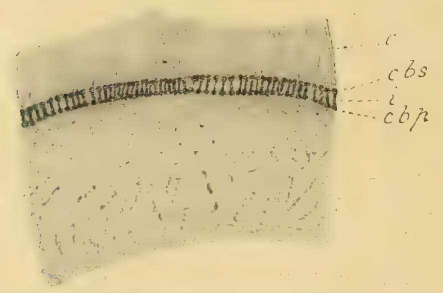


Fig. 60. — *Cellule intestinale d'une larve de Salamandre*, d'après Heidenhain, 1899 *b*. — *c*, cils; *cb.s*, corpuscules basaux superficiels; *c.b.p*, corpuscules basaux profonds; *i*, pièces intermédiaires ou bâtonnets pédieux. — L'ensemble de ces corpuscules basaux et de ces bâtonnets forme le plateau cellulaire.

Telles sont les premières données, dues aux travaux d'Engelmann et de Frenzel, sur les corpuscules basaux et sur le mode d'implantation des cils. On peut dire que rien d'essentiel n'y a été ajouté au point de vue purement descriptif.

Partant de ces données primordiales, la question des corpuscules basaux doit être reprise au point de vue de leur nature, de

leur forme, de leur disposition. Le cas des Infusoires Ciliés est assez spécial pour mériter une description à part. Enfin un paragraphe synthétique sera consacré à l'étude de la surface cellulaire et aura pour objet la mise en place des diverses formations qu'on y trouve.

Il faut tout d'abord déclarer constante la présence des corpuscules basaux dans les appareils ciliés vibratiles. Ils ne manquent même pas, comme on le verra plus loin, aux appareils ciliés immobiles, tels que les bordures en brosse et même les plateaux striés. Ce n'est pas que les observations négatives manquent pour les cellules vibratiles vraies : cellules de l'appareil uro-génital (?) de *Sepia* et *Eledone* (Grobben, 1884); épithélium rénal des Mollusques, foie des Lamellibranches, certains Turbellariés (Frenzel, 1886); Spongiaires; cellules intestinales de *Sphærechinus lividus*; embryons de Sepia, cellules des tentacules du manteau de *Pecten*, cellules intestinales de *Ciona* et *Anurella* (Vignon, 1901); diverticules hépatiques d'*Echinaster sepositus*; intestin moyen d'Amphioxus, cellules intestinales d'*Anemonia sulcata* (K. C. Schneider, 1902), etc. Mais il est probable que toutes ces observations négatives doivent être attribuées à une technique insuffisante. Il n'est pas justifié en tout cas d'en tirer avec Vignon et avec Pütter, 1904, cette conclusion que la présence des corpuscules basaux aussi bien que des racines ciliaires n'est pas nécessaire au mouvement des cils vibratiles.

Engelmann, 1880, a déjà établi quelques-uns des caractères de la substance constitutive des corpuscules basaux. Tandis que, d'après lui, les cils et leurs bulbes sont biréfringents, les pièces pédieuses ne jouissent que de la simple réfraction, quoiqu'elles soient très réfringentes. Les corpuscules basaux sont plus résistants à l'égard des réactifs que les cils et que le protoplasma ordinaire, et se colorent plus fortement. Engelmann reconnut même le caractère basophile des corpuscules basaux, tandis que les cils prennent plus fortement l'éosine. On sait qu'on utilise aujourd'hui la méthode de l'hématoxyline au fer pour déceler ces corpuscules, qui sont alors électivement sidérophiles comme les corpuscules centraux. Un grand nombre de méthodes de teinture font ressortir

les corpuscules basaux et attestent ainsi la nature spéciale de leur substance. Leur colorabilité les distingue des bulbes des cils; cependant, comme l'observe Studnicka, 1899, les bulbes des cils peuvent aussi prendre l'hématoxyline ferrique. Elle établit leur parenté possible sinon probable avec les corpuscules centraux; parenté qui, comme on le verra dans le chapitre suivant, a donné lieu à une intéressante et très vraisemblable hypothèse.

La forme des corpuscules basaux, telle que la coloration à l'hématoxyline ferrique peut aujourd'hui la montrer avec précision, est très variable. Tantôt et le plus souvent le corpuscule basal est

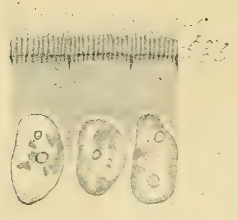


Fig. 61. — *Cellules intestinales de* Lumbricus sp. — On voit successivement de dehors en dedans : les cils, *c*; une bordure en brosse, *br*, dont les poils paraissent se continuer directement avec les cils; une rangée de corpuscules basaux, *cb*, qui ont la forme de bâtonnets épaissis à leur partie supérieure en granules. — Sublimé; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

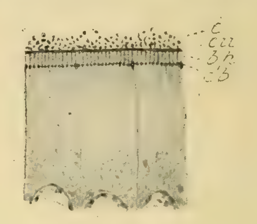


Fig. 62. — *Cellules épidermiques de* Lineus gesserensis. — *c*, cils couchés sur l'épiderme et coupés transversalement; *cu*, cuticule; *b.p*, bâtonnets pédieux, se continuant sans doute avec les cils à travers la cuticule; *cb*, rangée unique de corpuscules basaux. — Liq. de Brasil (sol. alcool. d'ac. picrique, formol, ac. acétique); fer, éosine, vert-lumière. × 750.

arrondi; parfois il est allongé en bâtonnet (fig. 61); tantôt il a la forme d'une haltère et se décompose en deux granules mal délimités. Si la séparation de ces granules est plus complète, le corpuscule devient un diplosome ou diplocoque. Le cas où les deux granules sont tout à fait éloignés l'un de l'autre, réunis par la pièce intermédiaire ou bâtonnet pédieux, est dû à l'exagération de la disposition précédente (fig. 60). Suivant la remarque de Heidenhain, 1911, ces divers aspects sont dus à la différenciation poussée plus ou moins loin de la préparation colorée au fer; une différenciation trop complète peut même faire disparaître, par exemple, les granules profonds et les bâtonnets pédieux qui leur font suite, et par conséquent faire croire à l'existence d'une seule rangée corpusculaire.

Les pièces intermédiaires ou bâtonnets pédieux méritent de retenir

un instant l'attention. Ce sont d'habitude des bâtonnets étendus entre les deux rangées de corpuscules supérieurs et inférieurs, aussi ou presque aussi colorables que ces corpuscules eux-mêmes. La situation du bâtonnet pédieux, entre les deux corpuscules qu'elle relie à la façon d'une pièce intermédiaire, est la définition même de cet organite. Cependant, dans les cas où une rangée de bâtonnets rigides et colorables se dressent au-dessus d'une ligne simple de corpuscules basaux (fig. 61 et 62), comme on le voit si souvent, on peut se demander si c'est encore à des bâtonnets pédieux que l'on a affaire, ou bien s'il s'agit d'une formation nouvelle, la bordure en brosse, dont il sera question au chapitre VII. Peut-être bordure en brosse et bâtonnets pédieux sont-ils alors une seule et même chose. Si les bâtonnets sont libres supérieurement et paraissent se continuer directement avec les cils, on parlera de bordure en brosse (fig. 61, *br*). Si ces bâtonnets sont reliés à leur extrémité supérieure par une bande cuticulaire et qu'ils ne semblent pas se prolonger directement par les cils, on les regardera comme des bâtonnets pédieux (fig. 62, *bp*). Même dans le premier cas, on préférera peut-être l'interprétation de bâtonnets pédieux; car l'authenticité de la bordure en brosse paraîtra suspecte à ceux qui voient dans la bordure en brosse une formation autonome et équivalente de la bordure ciliée plutôt qu'une simple partie basilaire de cette dernière. Quant à la colorabilité des bâtonnets pédieux, si le plus souvent elle est la même que celle des corpuscules basaux, elle peut être différente aussi; en examinant comparativement chez *Linæus* les cellules épidermiques et celles qui tapissent les fossettes céphaliques, j'ai constaté que les cils, très longs et couchés sur l'épiderme dans le premier cas, sont moins longs et dressés dans les fossettes, et qu'en dessous d'eux les bâtonnets pédieux, colorables dans le premier cas par le fer, prennent dans le second le vert-lumière, comme si leur colorabilité était liée à la disposition différente des cils.

La taille des corpuscules basaux ne varie pas moins que leur forme. D'après les observations de Frenzel, ils sont quelquefois presque aussi longs que les cils, seulement trois ou quatre fois plus courts chez *Cardium*, deux fois chez *Ophioderma*, à peine plus

courts chez *Asteracanthion*, *Littorina*, et aussi, d'après Hoffmann, 1890, chez *Allolobophora fœtida*. D'une façon générale on peut dire que la taille des corpuscules basaux est en rapport avec l'importance des cils. C'est ce qui ressort de toute évidence de l'étude de certains organes où se trouvent côte à côte des cils d'inégale longueur. Dans le canal néphridien du Ver de terre, par exemple, les cils immobiles et très courts qui garnissent la plus grande partie de la surface interne du canal ne présentent que de minuscules corps basaux; au contraire, les deux touffes de très longs cils qui se dressent en deux points opposés de cette surface reposent sur des corps basaux très épais, d'ailleurs confondus en une plaque basale.

Les travaux de Frenzel et des auteurs qui ont suivi ont montré que le nombre des rangées corpusculaires est variable.

Dans le cas le plus simple, il n'y a qu'un rang de corpuscules; sur une coupe verticale de la cellule, ils sont alignés sur un même niveau. Il en est ainsi dans les cellules épithéliales des conduits hépatiques d'*Helix* (Heidenhain, 1899), et dans un grand nombre d'autres objets.

La forme en diplosome ou diplocoque est l'indication de la séparation du corpuscule basal en deux moitiés et de la constitution des deux rangées superficielle et profonde. Elle s'observe dans les cellules vibratiles du pharynx de la Salamandre (Studnicka, 1899), de l'œsophage de Triton (Prenant, 1905), des cônes efférents de l'épididyme (Fuchs, 1904), de l'intestin de l'Anodonte (Kolacev, 1910; Erhard, 1910), de l'épithélium tubaire du Lapin (Moreaux, 1912), etc. L'existence de deux rangées corpusculaires bien distinctes, avec bâtonnets pédieux ou articles intermédiaires, a été constatée fréquemment : par Studnicka, 1899, dans l'épithélium tégumentaire du Balanoglosse; par Vignon, 1902, dans divers épithéliums; par Brasil, 1904, dans certaines cellules de l'intestin de *Lagis*; par Heidenhain, 1899 *b*, dans les cellules épithéliales de l'intestin de la Salamandre (fig. 60). Bürger, 1890, chez les Némertes, et Spengel, 1893, chez les Entéropneustes, ont décrit deux corpuscules très inégaux, le profond beaucoup plus gros et de forme olivaire, reliés par une pièce intermédiaire grêle.

Contrairement à la plupart des auteurs, pour lesquels les corpuscules superficiels et profonds forment des pièces de même nature, Erhard, 1910, attribue aux corpuscules superficiels une tout autre valeur morphologique. Ils ne sont pas, pour lui, les jumeaux des corpuscules profonds, mais dépendent du plateau lui-même et de la gaine du cil, avec lesquels ils se continuent et dont ils sont des épaississements. Les corpuscules profonds, au contraire, sont des nodules placés sur le trajet des filaments axiles et de leurs racines, par lesquels cils et racines se réunissent.

La pièce intermédiaire ou pédieuse, qui réunit les deux corpuscules, est plus ou moins longue. D'après Engelmann, elle serait toujours plus grêle que le cil lui-même; mais il n'en est certainement pas toujours ainsi.

Des corpuscules accessoires et surnuméraires ont aussi été décrits. K. C. Schneider, 1902, a signalé dans les cellules du typhlosolis des Lamellibranches, un peu au-dessous du plateau, une troisième rangée de corpuscules. Mais Erhard, 1910, ne l'a pas retrouvée autrement que sous la forme de grains mal délimités, qu'il considère comme de nature mitochondriale. Frenzel, 1886, a observé chez les Echinodermes une série de corpuscules accessoires situés au-dessous du corpuscule profond principal.

La situation exacte et les rapports des corpuscules basaux sont loin d'être précisés. D'après le schéma de Studnicka, 1899, reproduit par Pütter, les corpuscules basaux peuvent dans certains cas être situés sur la surface la plus externe de la cellule, au lieu d'être implantés dans la couche superficielle elle-même. Selon d'autres données, ils pourraient occuper une situation profonde, au-dessous de la couche limitante cellulaire, à l'intérieur du plasma même. Heidenhain, 1911, n'admet pas ces situations extrêmes; elles lui paraissent incompatibles avec la fonction des corpuscules basaux, qui est d'assurer mécaniquement la fixation de la base du cil dans la couche superficielle de la cellule. D'après Gurwitsch, les corpuscules basaux seraient situés dans les mailles de la couche alvéolaire superficielle, où, comme on le verra plus tard, ils prennent d'après lui naissance.

Quant à la distribution des corpuscules basaux à la surface de la

cellule, elle est évidemment la même que celle des cils et a déjà été examinée plus haut. Les coupes horizontales des cellules permettent de se faire une idée de leur répartition; elles les montrent alignés en rangées rectilignes ou curvilignes (Engelmann, 1880, sur les branchies d'Acéphales; Heidenhain, 1899, sur les cellules des canaux hépatiques d'Escargot; Luther, 1904, dans les cellules tégu-

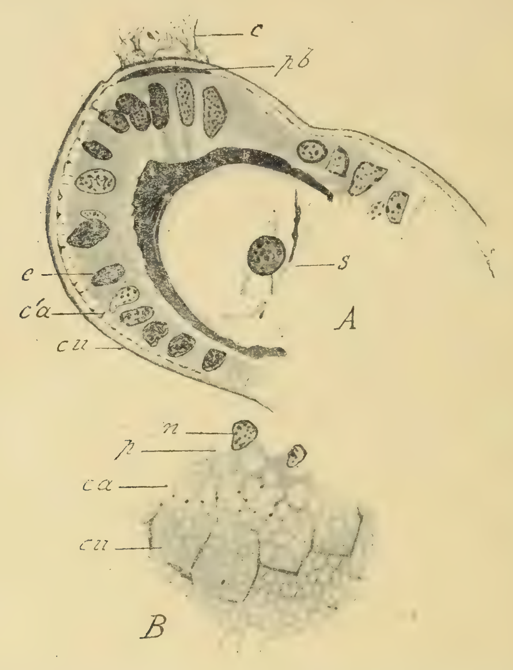


Fig. 63. — *Extrémité d'un tentacule chez un* Spirographis. — A. Coupe verticale de l'extrémité du tentacule; *cu*, cuticule; *ca*, couche alvéolaire superficielle de l'épithélium; *e*, épithélium; *s*, cellule squelettique de l'axe du tentacule; *c*, cils; *pb*, plaque basale. — B. Coupe tangentielle intéressant successivement la cuticule poreuse *cu*, la couche alvéolaire *ca*, des cellules épithéliales, la partie profonde du cytoplasme et les noyaux de ces cellules *p* et *n*. — Liq. de Bouin; color. au fer. × 500.

mentaires des Rhabdocèles; Schuberg, 1905, chez les Infusoires). Les mêmes auteurs ont constaté, sur les vues de face, des plages de corpuscules basaux; des bandes horizontales colorables réunissent entre eux ceux d'une même rangée.

Lorsque les corpuscules basaux sont très serrés les uns contre les autres, et lorsque surtout ils sont de grande dimension, ils arrivent à confluer les uns dans les autres, en formant par leur

réunion une plaque basale à peu près continue et dans laquelle il peut devenir difficile de reconnaître les corpuscules composants. C'est ce que l'on observe en général pour les appareils ciliés dont les cils sont puissamment développés. On peut en citer de nombreux exemples. Ainsi les deux touffes de longs cils qui proéminent sur les coupes transversales dans la lumière du canal néphridien du Lombric reposent sur d'épaisses plaques basales (v. plus loin). De même, chez les Annélides tubicoles (*Sabella*, *Spirographis* et autres), il existe à l'extrémité libre des tentacules une mèche vibratile supportée par plusieurs cellules épithéliales; les cils traversent une cuticule poreuse pour aller s'insérer sur une épaisse plaque basale (fig. 63).

2° *Les corpuscules basaux chez les Infusoires ciliés.*

Le cas des Infusoires ciliés doit être examiné séparément. On sait que la surface du corps de ces animaux est recouverte d'une pellicule. Bütschli, 1889, a prétendu que les cils ne traversent pas la pellicule, sur laquelle ils s'insèrent et à laquelle ils restent fixés, quand la pellicule se détache. Mais déjà de très anciens auteurs, Dujardin, Stein, Kölliker, Hæckel, avaient observé que les cils traversent la pellicule; c'est ce que plus récemment confirmèrent Simroth, 1876; Zeller, 1877; Maupas, 1883, 1885; Johnson, 1893; Tönniges, 1898; Pütter, 1900; Lang, 1901; Verworn, 1901; Maier, 1903, et ce qu'il est d'ailleurs facile de vérifier sur une coupe microtomique d'Infusoire.

La plupart de ces auteurs ne précisèrent pas le mode d'insertion des cils et les firent simplement s'implanter dans l'ectoplasme sous-pelliculaire.

Engelmann, 1880, voulut retrouver chez les Infusoires et retrouva en effet chez *Carchesium* des pièces pédieuses qu'il avait constatées chez les Métazoaires; mais, peu convaincu par cette observation isolée, il conclut que, chez les Infusoires, les cils sont des prolongements directs du protoplasma. Bütschli, 1889, pour avoir vu les cils des Infusoires naître de petites papilles de la surface, se demanda si ces papilles ciliaires n'étaient pas les représentants des

pièces pédieuses des animaux supérieurs, et compara, ainsi que Verworn, 1892, la couche alvéolaire ectoplasmique des Ciliés au plateau des cellules vibratiles. Johnson, 1893, le premier décrivit à la base des cils du Stentor une pièce pédieuse, et Tönniges, 1898, chez l'Opaline, signala de petits grains très colorables qui sont comme la base des cils. Hoyer, 1899, chez *Colpidium*, figura des corpuscules basaux sans les reconnaître (fig. 1 et 2); les sillons de la surface du corps sont partagés par des lignes transversales en une série de carrés, dans le milieu de chacun desquels on voit un petit point. Ce petit point est certainement un corpuscule basal. Par contre les points ou plutôt les bâtonnets, que Hoyer a décrits au niveau des crêtes qui séparent les sillons, comme les corpuscules basaux, n'en sont manifestement pas; car les cils s'implantent dans les sillons et non sur les crêtes. Pütter, 1900, a coloré par le rouge neutre des corpuscules que Wallengren, 1902, et Maier, 1903, se sont refusés à considérer comme corpuscules basaux. Prowazek, 1900, 1902, a décrit des nodules colorables à la base non seulement des fouets des Flagellates, mais encore des cils des Ciliés (*Cyclidium*, *Uronema*, *Cryptochilum*, *Chilodon*, *Euplotes*). Mais la véritable démonstration des corpuscules basaux des Infusoires a été donnée par Maier, 1903, dans un travail remarquable par la précision de l'observation. Chez tous les Infusoires examinés, il a vu à la base des cils les mêmes corpuscules que présentent les cellules des Métazoaires. A l'état vivant, ils se distinguent comme ceux-ci par leur réfringence; comme eux ils sont électivement colorables. Leur grosseur est variable, leur forme aussi, selon les espèces; ils sont sphériques, oviformes ou piriformes. Ils sont situés dans l'ectoplasma ou corticoplasma (*Opalina*, *Prorodon*, *Paramœcium* etc.); dans les espèces où l'ectoplasme est mal différencié et n'est représenté que par une pellicule (*Coleps*, *Chilodon*, *Stylonychia*), ils sont placés juste au-dessous de cette pellicule; chez les Infusoires (*Bursaria*, *Stentor*, *Nyctotherus*) qui n'ont qu'une seule assise ectoplasmique, mais très épaisse et correspondant aux trois couches ectoplasmiques des autres Ciliés, ils occupent cette assise.

Plusieurs auteurs ont encore étudié les cils et leurs corpuscules basaux chez les Ciliés. Kölsch, 1902, constate la présence d'une

pellicule qui n'est que la lamelle externe de la couche alvéolaire; les cils reposent directement sur l'angle d'un alvéole, sans qu'il y ait aucune différenciation basale. Mitrophanow, 1903, 1904, indépendamment de Maier, a figuré les corps basaux de divers Infusoires. Bezzenberger, 1904, chez *Nyctotherus*, voit les corpuscules basaux alignés en rangées, entre lesquelles se trouvent d'autres rangées formées de petits grains très colorables de signification énigmatique; chez *Opalina*, il retrouve ces grains qui sont aussi très colorables, arrondis ou ovales. Cl. Hamburger, 1903, chez *Trachelius ovum*, décrit à la surface du corps une pellicule, au-dessous de celle-ci la couche alvéolaire de Bütschli, qui, en coupe optique, apparaît striée verticalement; les parois des alvéoles contiennent les rangées régulières des grains basaux des cils; les mailles des alvéoles renferment des corps bacilliformes qui peuvent bien être des bactéries. Schuberg, 1905, constate que les corpuscules basaux sont situés immédiatement au-dessous de la pellicule, comme Maier et Hamburger l'ont vu; ils occupent le centre de champs polygonaux déprimés en fossettes et limités par des lignes foncées. Il observe que les corps basaux d'une même rangée sont reliés entre eux par des bandes sombres longitudinales situées juste au-dessous de la pellicule; des tractus plus fins irradiant de ces corpuscules rattachent les corpuscules de deux rangées différentes. Ces bandes et ces tractus appartiennent à la couche alvéolaire, dont ils sont des différenciations fibrillaires. Ils équivalent aux formations dont il a été question plus haut, et que Engelmann, Heidenhain, Luther, ont signalées dans diverses cellules des Métazoaires. Fauré-Frémiet a soutenu que les corps énigmatiques ou considérés comme des bactéries, qu'ont décrits Bezzenberger et Hamburger, n'étaient que des mitochondries.

Il est impossible de passer ici sous silence, en raison des rapports qu'ils affectent avec l'appareil cilié, ces corps appelés *trichocystes*, que contient le tégument de certains Ciliés et notamment des Paramécies, et qui peuvent être expulsés et jouent ainsi le rôle de défense ou d'attaque, criblant l'ennemi ou la proie d'aiguillons sans doute empoisonnés. Ce sont de petits segments fusiformes ou cylindriques, implantés verticalement dans le tégument; ils occupent la

hauteur des trois couches tégumentaires, pellicule, couche alvéolaire, couche corticale, ainsi que Mitrophanow, 1905, l'a précisé. Maier, Schuberg ont montré l'alternance très régulière des cils et des trichocystes, dans une même rangée longitudinale; de plus, Schuberg a localisé les cils aux mailles de la couche alvéolaire et aux centres des champs polygonaux visibles à la surface du corps, tandis que les trichocystes correspondent aux travées de cette couche et aux bords de ces champs. Le corps du trichocyste, plus ou moins renflé, correspond à la couche corticale du tégument; il se continue vers la surface par un prolongement effilé, qui occupe la hauteur de la couche alvéolaire et dont l'extrémité affleure à la pellicule. Ce prolongement externe a été vu par un grand nombre d'auteurs (Maupas, 1883; Fabre-Domergue, 1888; Balbiani, 1888; Schewiakoff, 1889; Kölsch, 1902; Maier, 1903; Mitrophanow, 1903, 1904; Schuberg, 1905). Les mêmes auteurs ont constaté que ce prolongement se termine lui-même par un bouton renflé ou tête. Maier a vu et figuré deux épaississements semblables en forme de diplocoque sur le trajet du prolongement. Le bouton terminal du trichocyste a été regardé par Maier comme une partie constante du trichocyste et bien différente de la substance de ce dernier; Kölsch lui a attribué pour rôle de fixer le trichocyste à la pellicule. La nature des trichocystes n'est pas encore élucidée. La majorité des auteurs les considèrent comme des organoïdes spéciaux et bien définis, et Maupas comparait leur prolongement au cnidocil des nématocystes des Cnidaires. Mais Mitrophanow ne veut voir dans les trichocystes que des formes spéciales de la matière venimeuse qui sera excrétée et projetée au dehors. Il fonde son opinion sur divers faits : les trichocystes manifestent une coloration vive et élective, qui témoigne de la nature spéciale de leur substance; leur forme avant l'expulsion dépend de celle du canal où ils sont contenus, et leur bouton terminal ou tête est dû à l'accumulation de substance qui se produit au niveau de la couche alvéolaire dans une portion dilatée de ce canal; après l'expulsion, ils apparaissent comme de fins et longs filaments qui auraient passé à la filière, contrairement à Schuberg qui a vu les trichocystes expulsés conserver leur forme essentielle. Enfin, Mitrophanow trouve à tous les

niveaux dans le cytoplasme de l'Infusoire des corps formés d'amas de substance semblable à celle des trichocystes; mais il nous paraît probable que ces corps ne sont autres que des mitochondries.

J'ai fait un certain nombre d'observations sur différents Infusoires débités en coupes après fixation par le liquide de Flemming ou d'autres réactifs, et colorés par ma triple méthode, éosine, hématoxyline au fer et au vert-lumière. Ces observations me permettent de confirmer essentiellement les données des auteurs précédents

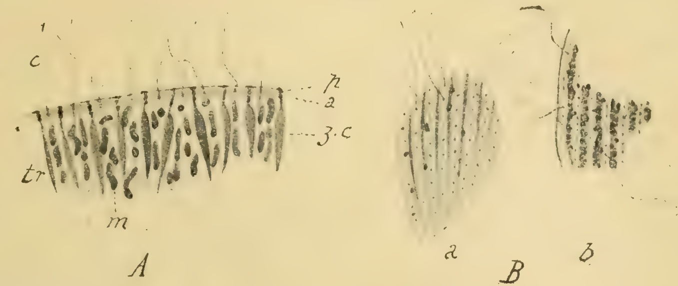


Fig. 64. — *Coupes microtomiques de la couche superficielle du corps chez des Infusoires ciliés.* — A. Coupe verticale de la zone superficielle de *Paramœcium caudatum*; *c*, cils alternant régulièrement avec les trichocystes *tr*. Les cils s'insèrent sur un très petit corpuscule basal en forme de diplocoque, immédiatement sous-jacent à la pellicule *p*. Les trichocystes, de forme allongée, oblongue lancéolée, se terminent superficiellement par un prolongement effilé, colorable comme les corpuscules basaux des cils et décomposé en deux ou trois granules (diplocoque ou triplocoque); ce prolongement occupe toute la hauteur de la couche alvéolaire. La paroi du corps comprend de dehors en dedans : *p*, la pellicule; *a*, la couche alvéolaire; *zc*, la zone corticale. Dans cette dernière se trouvent des mitochondries *m*. — B. Deux aspects différents d'une coupe tangentielle du tégument d'un *Glaucoma*. En *a*, rangées de corpuscules basaux dont quelques-uns portent des cils. Entre ces rangées, des bandes sombres au niveau desquelles se trouvent des mitochondries; chaque corpuscule basal occupe le centre d'un champ quadrangulaire que limitent les deux bandes sombres longitudinales voisines et les tractus transversaux plus fins qui relient ces bandes. En *b*, mitochondries beaucoup mieux individualisées dans les bandes sombres. Dans d'autres points, la substance homogène de ces bandes sombres a disparu et les mitochondries sont seules colorées et plus nettes encore, telles qu'on les voit en A. — Liq. de Flemming; color. au fer. × 1 000.

et notamment celles de Maier; elles ajoutent aussi certaines précisions.

Les corpuscules basaux et par conséquent les cils sont disposés, chez la plupart des Ciliés, mais non chez les Paramécies, en rangées longitudinales. Ceux d'une même rangée sont reliés les uns aux autres par des tractus longitudinaux très fins (Bezzenberger, Schuberg, fig. 64, B). Entre ces rangées corpusculaires sont des bandes sombres au niveau desquelles se trouvent des mitochondries (?) de forme irrégulière ou bien en forme de bâtonnets dirigés longitudi-

nalement. Ces bandes sombres se réunissent par des filaments anastomotiques transversaux (B, *b*) régulièrement distants. Ainsi sont délimités des champs quadrangulaires, au milieu de chacun desquels est situé le corpuscule basal d'un cil (B), (Hoyer, Schuberg). Les bandes sombres et les mitochondries appartiennent manifestement à la couche alvéolaire.

J'ai obtenu, chez *Paramœcium caudatum*, de bonnes coupes, dont j'ai reproduit un spécimen (fig. 64, A). On y remarque l'alternance régulière des cils et des trichocystes. Les cils s'insèrent sur un corpuscule basal habituellement bigranulaire très fin, situé au-dessous de la pellicule (Maier), et par conséquent ils traversent celle-ci; du corpuscule basal, on peut voir partir une racine extrêmement courte et très délicate. Les trichocystes se composent d'un corps lancéolé, coloré électivement par l'éosine dans mon procédé de coloration, et d'un prolongement superficiel teint en noir par l'hématoxyline ferrique. Ce prolongement, qui arrive jusqu'à la pellicule, présente deux ou trois granules semblables à des corpuscules basaux. De nombreuses mitochondries sont situées entre les trichocystes. L'alternance des cils et des trichocystes, la ressemblance très grande que le prolongement bi- ou tricorpusculaire de ceux-ci offre avec des corpuscules basaux, rendent vraisemblable l'idée que les cils et les trichocystes sont des formations équivalentes. On peut supposer et j'émets l'hypothèse que les trichocystes sont des individus ciliés dépourvus de cils libres et transformés; le corps du trichocyste serait une racine ciliaire modifiée; le prolongement équivaudrait au diplocoque basal d'un cil.

3° *La surface cellulaire, ses relations avec les corpuscules basaux et les cils.*

La surface des cellules vibratiles, qui contient les corpuscules basaux et sur laquelle s'implantent les cils, se présente avec des caractères différents suivant les cas.

Tantôt elle paraît nue et indifférenciée. D'autres fois elle est différenciée en une couche protoplasmique, qui se continue d'ailleurs avec le protoplasma sous-jacent et qui par conséquent est une

crusta au sens de Fr. E. Schultze, 1896, une « couche alvéolaire » de Bütschli. Ailleurs, la surface des cellules vibratiles est recouverte par une *pellicula* (Infusoires) ou même par une *cuticula* mince (au sens de Fr. E. Schultze). Enfin, dans un grand nombre de cellules vibratiles, la face cellulaire libre porte un plateau cellulaire (*Zellsaum*) très épais.

1° Dans le premier cas, le plus simple, les corpuscules basaux sont situés dans la partie la plus superficielle du protoplasma, et les cils s'en échappent tout de suite sans presque avoir de trajet intracytoplasmique. Il en est ainsi dans l'épithélium épididymaire (Lenhossèk). On pourrait inscrire ici, malgré l'imprécision des figures, les images qu'a données Ranvier de cellules vibratiles de la muqueuse nasale atteinte de coryza, où l'on voit les cils persister, le plateau cellulaire sur lequel ils s'implantaient ayant disparu, et s'insérer par conséquent sur le protoplasma lui-même. Ranvier a eu certainement sous les yeux les figures que nous avons pu préciser (1905, 1907) sur les cellules ciliées en voie de transformation muqueuse, observées dans l'épithélium œsophagien du Triton et dans l'épithélium bronchique de l'Homme.

2° Dans le second cas, la couche superficielle du cytoplasme se différencie en une croûte, en une couche alvéolaire au sens de Bütschli, dans laquelle les parois des alvéoles sont dirigées verticalement et parallèlement les uns aux autres; sur des vues de face et d'en haut, cette couche se présente comme un réseau régulier. D'après Pütter, 1904, l'existence d'une *crusta* est très répandue dans les cellules ciliées. Elle se distingue du plasma ordinaire sous-jacent par sa plus grande colorabilité, sa plus forte réfringence et sa structure même. Cependant, selon Pütter, la croûte cellulaire peut être hyaline (Sabelle et autres Annélides tubicoles, d'après Rabl-Rückard, 1868; larves d'Amphibiens, d'après Wolff, 1889). Elle contient les corpuscules basaux des cils, qui y sont complètement inclus; mais elle peut déborder par en haut les corpuscules. Comme exemple de *crusta* on a donné celle des cellules du pharynx des larves d'Amphibiens, telle que Gurwitsch, 1900, 1901, 1904, l'a figurée. Les Ciliés sont recouverts par une pellicule, au-dessous de laquelle on a décrit une croûte ou couche alvéolaire. Pütter la

nie, se refusant à considérer comme telle la couche superficielle ectoplasmique sur les parois alvéolaires de laquelle les cils sont fixés. Mais Kolačev, 1910, l'admet chez *Opalina*, et nous croyons, d'après nos propres observations, qu'il existe bien chez *Paramœcium* et *Glaucoma* une vraie couche alvéolaire. La *crusta* manquerait d'après Pütter chez les Spongiaires; d'après Nussbaum, 1877, et Joseph, 1902, dans le rein des Sélaciens; selon Vignon, 1901, chez les Tuniciers; d'après Studnicka, 1901, dans les cellules épendymaires.

3° On observe, ainsi qu'on l'a vu plus haut, chez les Infusoires ciliés, une pellicule superficielle (fig. 64, *p*). Dans un certain nombre de cellules vibratiles des Métazoaires on peut même trouver, recouvrant la surface de la cellule, une cuticule bien différenciée (fig. 65, A et B, *cu*). Dans le cas des Ciliés, les cils traversent la pellicule verticalement, pour s'insérer aux corpuscules basaux situés au-dessous d'elle, dans l'épaisseur de la couche alvéolaire, ou tout au moins aux parois des alvéoles de cette couche, d'après certains auteurs. Chez les Métazoaires, l'existence d'une couche superficielle, traversée par les cils et sus-jacente aux corpuscules basaux, est très répandue. Mais divers auteurs (Engelmann, 1868; Frenzel, 1886; Bürger, 1890; Böhmig, 1898) ont rejeté l'emploi du terme de cuticule pour désigner cette couche. Au contraire la désignation de cuticule a été employée par un certain nombre d'observateurs (Sochaczewer, 1881, et Carrière, 1882, pour les Mollusques; Meyer, 1882, pour les Polyophthalmes; Jijima, 1884, pour les Dendrocèles; Posner, 1875, pour les Astérides; Spengel, 1893, pour les Entéropneustes; Lang, 1884, pour les Planaires marines; Vignon, 1901, pour l'épiderme des tentacules d'*Aeolis papillosa*, et pour une Annélide, la Myxicole; enfin et surtout Studnicka, 1899, dans diverses espèces cellulaires).

Ce dernier auteur a beaucoup insisté sur l'existence de la cuticule. Déjà, selon lui, d'anciens histologistes (Eberth, Marchi) avaient décrit aux cellules vibratiles une membrane cuticulaire que perforent les cils. Apathy, 1897, et Lenkossèk, 1898, sur les cellules intestinales de l'Anodonte, en ont vérifié l'existence. Par contre, Eimer, Engelmann et Frenzel l'ont niée. Engelmann notam-

ment en a attribué l'apparence à une mosaïque que dessineraient à la surface de la cellule les pièces pédieuses ou corpuscules basaux juxtaposés; Brasil, 1904, a admis, dans l'intestin de la Pectinaire (*Lagis*), que les nodules supérieurs des bâtonnets pédieux, en se réunissant les uns aux autres, produisaient l'apparence d'une cuticule. Studnicka retient les deux explications. Dans certains cas (cellules pharyngiennes de la Salamandre), les pièces pédieuses forment bien une mosaïque et peuvent simuler une cuticule. Mais sur de nombreux autres objets, la surface de la cellule est recouverte par une cuticule que perforent les cils. Dans un troisième cas il n'y a pas de cuticule du tout. Studnicka donne plusieurs



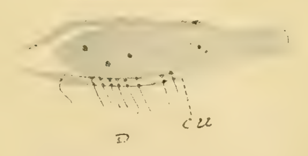


Fig. 65. — *Cellules vibratiles avec cuticule.* — A. Épithélium intestinal du *Balanoglossus sarniensis* Kœhler. Les cellules, dont le corps protoplasmique est rétracté, sont surmontées de cils qui traversent une cuticule *cu* pour s'attacher à des corpuscules basaux *cb*. (L'épithélium tégumentaire a essentiellement la même constitution.) × 750. — B. Cellule épendymaire de la toile choroïdienne du quatrième ventricule chez une Souris nouveau-née. La cellule porte un certain nombre d'organites ciliés un peu épars. Chacun d'eux se compose d'un cil libre, de deux corpuscules basaux reliés par un court article intermédiaire. La cellule est recouverte par une fine cuticule qui répond à la rangée des corpuscules basaux superficiels. × 750.

exemples de la seconde disposition. Sur les cellules épendymaires de la toile choroïdienne du 4e ventricule chez le Petromyzon et la Salamandre, les cils très fins traversent la cuticule sans présenter de bâtonnets pédieux, pour aller s'attacher aux corpuscules basaux enfouis dans la couche la plus superficielle du protoplasma cellulaire. La cuticule est structurée, alvéolaire; c'est une vraie cuticule, dans la définition de Fr. E. Schultze. Les cuticules sont fréquentes, d'après Studnicka, sur les cellules vibratiles des Invertébrés. Chez *Patella*, l'épithélium vibratile de la cavité buccale offre une cuticule que les cils traversent; l'épithélium intestinal de la même espèce est dépourvu de cuticule. L'épithélium vibratile tégumentaire du Balanoglosse est recouvert d'une mince cuticule

que perforent les bâtonnets pédieux des cils; ceux-ci portent même au-dessous de la cuticule leurs nodules supérieurs (figure de Studnicka). L'existence de la cuticule est totalement indépendante des bâtonnets pédieux, aussi bien que des nodules de ces bâtonnets; il peut y avoir des bâtonnets pédieux et des nodules sans cuticule, et inversement.

En effet la cuticule, comme l'observe Pütter avec raison (1904), n'est pas pour la cellule vibratile une formation nécessaire, mais elle est une disposition accessoire et jouerait un simple rôle de soutien. Je pense pour ma part que, au point de vue morphologique, la cuticule est indépendante de la ciliation, qu'elle est une différenciation de la cellule épithéliale et que l'appareil cilié en est une autre. La cuticule est obligatoirement traversée par les cils, quand ceux-ci se trouvent sur une cellule cuticulée. Il est possible d'ailleurs que, dans un but de soutien des cils, la cuticule d'une cellule ciliée se renforce; Häcker, 1897, a vu chez des larves de *Polygordius* la cuticule plus épaisse au niveau de la ceinture ciliée.

Je crois qu'une cuticule est extrêmement fréquente à la surface des cellules ciliées, chez les Invertébrés notamment. Je veux dire cuticule vraie, électivement colorable et de nature chitineuse. Si cette bande cuticulaire a souvent échappé à l'observation, c'est que d'abord elle est très mince le plus souvent, et c'est qu'ensuite on n'a pas su la caractériser par une coloration élective. Mon procédé de coloration la dessine en vert et permet de la reconnaître, si délicate qu'elle soit. La fréquence de la cuticule dans les cellules ciliées résulte tout simplement de la fréquence de la cuticularisation dans les cellules épithéliales, en général tégumentaires et autres; ce n'est pas en tant que cellules ciliées, mais en tant qu'éléments épithéliaux que les cellules ciliées sont cuticularisées.

4° La surface libre des cellules vibratiles est très souvent recouverte par une bande réfringente qu'on peut appeler le *plateau cellulaire* (*Zellsaum*). La constitution de ce plateau varie beaucoup selon les cellules considérées. Un point commun cependant à tous les plateaux cellulaires est qu'il contient la rangée des corpuscules basaux. Bien délimité du côté du protoplasma sous-jacent, le plateau représente une cuticule au sens de Fr. E. Schulze.

Il est formé d'une substance cuticulaire, qui cependant peut se gonfler (Kölsch, 1902; Erhard, 1910), et qui par pression ou après chauffage se transforme en une sorte de dôme cellulaire (Erhard). Ce plateau est homogène, quoique Jijima, 1884, et Schneider, 1902, y aient décrit des granulations.

Sous sa forme la plus simple, on pourrait dire que le plateau est représenté par une membrane limitante contenant la rangée corpusculaire basale; telle est la disposition observée par Heidenhain, 1899, dans les cellules des conduits hépatiques d'*Helix*. Dans les cellules intestinales de cette espèce, le même auteur décrit à la surface de la cellule un plateau assez épais formé par une matière fondamentale; il contient des bâtonnets qui se prolongent par les cils, et qui représentent soit des bâtonnets pédieux, soit des corpuscules basaux allongés.

La présence du plateau a pour résultat évident la fixation des cils. D'ailleurs le rapport des cils avec le plateau a été compris de deux façons différentes. Pour les uns (Kölliker, 1855; Engelmann, 1868; Bütschli, 1889), les cils se continuent directement avec le plateau. Au contraire Eichhorst, 1875; Hatschek, 1878; Sochaczewer, 1881; Jijima, 1884; Studnicka, 1900; Lang, 1901, et beaucoup d'autres admettent que les cils s'enfoncent dans le plateau. C'est à présent une opinion classique, dont chacun peut vérifier l'exactitude, que chaque cil, après avoir traversé le plateau, s'insère sur un corpuscule basal. Apathy, 1897, dont Metalnikoff, 1900, a adopté le schéma, a seul soutenu que le cil se continue dans l'intérieur du plateau, sans prendre insertion sur un corpuscule basal, et se poursuit au-dessous du plateau par une tigelle qui n'est pas la racine ciliaire; pour lui les cils, et leurs prolongements alterneraient avec les corpuscules basaux et les racines ciliaires (fig. 58, C).

Le plateau contient les corpuscules basaux, disposés soit en une, soit en deux rangées, l'une superficielle, l'autre profonde. Dans le cas d'une seule rangée, celle-ci occupe le niveau de la limite profonde du plateau. Quand il y a deux rangées, elles correspondent aux deux bords superficiel et profond du plateau cellulaire. Tandis que l'on admet classiquement l'identité de nature des corpuscules basaux des deux rangées, Erhard, 1910, comme il a été dit plus

haut, ne regarde comme vrais corpuscules basaux, placés à la limite des cils et de leurs racines, que ceux du rang profond; les corpuscules superficiels ne sont, suivant lui, que des épaississements du plateau et des gaines des cils.

Le plateau renferme aussi, bien entendu, les pièces intermédiaires ou bâtonnets pédieux, qui relient les corpuscules superficiels aux corpuscules profonds et qu'on peut aussi considérer comme la partie profonde des cils, enfoncée dans le plateau. Juxtaposés les uns aux autres, ces bâtonnets pédieux strient le plateau verticalement et le font ressembler à une bordure en brosse ou à un plateau strié.

IV. — La racine ciliaire.

1° *Morphologie externe des racines ciliaires.*

Les racines des cils ou pièces radiculaires se présentent sous la forme de stries, de fibrilles très fines (fibres radiculaires), qui partent des corpuscules basaux et s'enfoncent plus ou moins profondément dans le corps cellulaire. Déjà signalées par Friedreich, 1858, 1859; Eberth, 1866; Marchi, 1866; Stuart, 1867; Claparède, 1873; Simroth, 1876, parfois décrites et interprétées de façon fantaisiste par ces auteurs anciens, elles ont été réellement découvertes par Engelmann, 1880.

Les observations déjà très nombreuses qu'on possède sur les cellules ciliées permettent de classer ces cellules, provisoirement tout au moins, en deux grandes catégories : celles qui sont pourvues de racines ciliaires et celles qui en sont privées.

Si l'on néglige les cellules à cils immobiles ou cellules à bordure en brosse, les cellules à plateau strié, et les *Centralgeisselzellen*, dont il sera question plus tard, pour s'en tenir uniquement aux cellules vibratiles vraies, on peut dire que, d'une façon générale, celles dont les cils vibratiles sont longs et doués d'un mouvement très énergique possèdent des racines, tandis que ces racines ne sont pas différenciées dans les cellules dont les cils sont courts et

peu actifs. Cependant, il ne faut pas attacher à une observation négative la valeur d'une donnée positive, et il est à craindre que dans certains cas où les racines ciliaires n'ont pas été vues, elles n'existent pas moins plus faiblement développées et mal différenciées.

Ainsi dans les cellules de l'œsophage du Triton et de la Salamandre, où l'on ne signale pas de racines (Prenant, 1905) et où les procédés ordinaires de fixation et de coloration n'en montrent pas, la méthode mitochondriale de Benda fait apparaître dans la région superficielle de la cellule des séries verticales de grains qui, à n'en pas douter, représentent les racines ciliaires. Il ne faut pas oublier non plus que les racines, comme les autres parties de l'appareil vibratile, sont sujettes à se modifier et peuvent se présenter sous un aspect si différent de leur état ordinaire, qu'elles sont de prime abord méconnaissables.

Les études de Brasil l'ont conduit à supposer la constante présence de la racine dans toute cellule vibratile, au moins à une certaine phase de son évolution. On constate la disparition précoce des racines ciliaires dans les éléments épithéliaux très actifs (épithéliums digestifs tels que celui de la Pectinaire (Brasil), de l'Escargot (Ellermann, 1899), épithélium épididymaire (Zimmermann, 1898; Henry, 1900, et d'autres). Là ces épithéliums, dont les éléments évoluent, ainsi qu'on le verra plus loin, en cellules sécrétrices, sont sujets à des chutes ciliaires fréquentes, et par suite les racines ciliaires n'ont qu'une existence éphémère et ont pu passer inaperçues. Brasil cite cependant les cas beaucoup plus décisifs de cellules vibrabiles sans racines, observés par Vignon, 1902, des tentacules dorsaux d'*Aeolis* et du tubercule vibratile des Tuniciers. On pourrait en ajouter beaucoup d'autres.

Le cas des Infusoires Ciliés est assez douteux. Maier et d'autres auteurs ont constaté l'absence de toute racine ciliaire distincte pour les cils des Infusoires, au moins pour les cils isolés. Mais des racines très imparfaites pourraient être représentées chez les Ciliés par les parois des alvéoles de la couche superficielle, plus ou moins différenciés en fibres radiaires (Schewiakoff, 1896; Maier, 1903). Kolačev, 1910, décrit chez *Opalina* des fibrilles transversales, per-

pendiculaires à l'axe du corps, qui courent dans les parois des alvéoles de l'endoplasma et qu'on peut suivre jusqu'aux corpuscules basaux; on pourrait les considérer comme des racines ciliaires. Bezzenberger, 1904, bien plus, les figure très nettement, non seulement, comme on le verra plus loin, au-dessous des cils agglomérés en membranelles, mais encore au-dessous des corpuscules

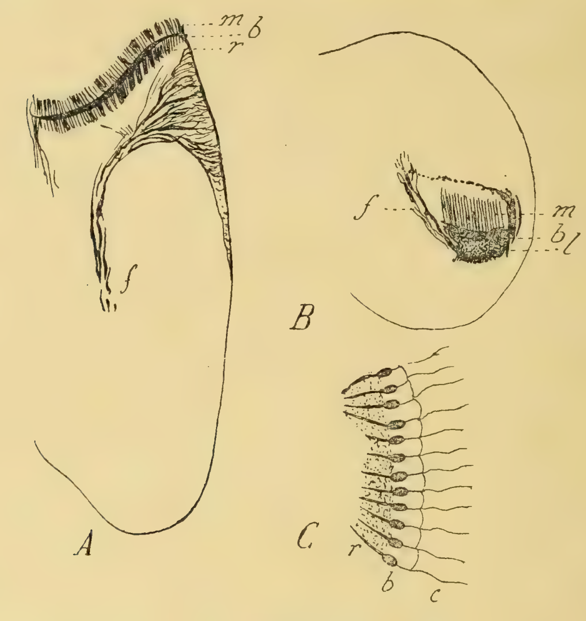


Fig. 66. — Coupes d'un Infusoire cilié (*Balantidium giganteum*), d'après Bezzenberger. — Coloration au fer. A. Coupe passant par une membranelle, *m*, par le liséré basal, *b*, et par le système des lamelles basales ou racines ciliaires, *r*, vers lesquelles se dirigent et auxquelles aboutissent quelques-unes des fibrilles se détachant du gros faisceau de filaments endoplasmatiques *f*. — B. Coupe du péristome intéressant une membranelle *m*, son liseré basal *b*, la lamelle basale homogène et triangulaire, *l*, et montrant le faisceau, *f*, de fibres endoplasmatiques qui se continue avec cette dernière. — C. Région du corps où les cils sont isolés : *c*, cils; *b*, corpuscules basaux; *r*, racines ciliaires provenant de la terminaison des fibrilles endoplasmatiques.

basaux de cils isolés (fig. 66, *C*, *r*). Quant aux complexes ciliaires (cirrhes, membranelles) que portent les Infusoires Ciliés, la présence de racines y est indiscutable, comme on le verra dans un chapitre ultérieur.

Ces réserves faites, on peut actuellement et provisoirement distinguer des cellules vibratiles sans racines et des cellules avec racines.

Une liste très complète de ces dernières a été dressée par Erhard, 1910, pour la série animale tout entière. Nous en excluons le cas des complexes ciliaires, cirrhes, membranelles et rames, des Infusoires, des Cténophores, membranelles des cellules de coin des branchies de Lamellibranches, et nous ajoutons quelques citations nouvelles et quelques données personnelles à cette liste.

Cellules a racines ciliaires.

Infusoires.		Bezzenberger, 1904.
Turbellariés.		
Planocera folium	Cellules épidermiques	Schneider, 1902.
Rhabdocèles	Celulles épidermiques (les racines sont des cordons sombres, composés de fibrilles correspondant chacune à un cil)...	Böhmig, 1891.
Némertiens.		
Nemertes gracilis	Cellules épidermiques	(Observ. pers.)
Annélides.		
Archiannélides.		
Polygordius	Cellules épidermiques de la larve (racines très longues au niveau de la ceinture vibratile)......	Hæcker, 1897. Woltereck, 1902.
Oligochètes		
Lumbricus, *Enchytraeus*..	Cellules intestinales	Hoffmann, 1899. Joseph, 1903.
Polychètes.		
Polydora	Epiderme, pharynx, œsophage, intestin antérieur, tentacule..	Jacobi, 1883.
Aricia fœtida	Branchies (racines striées transversalement)	Gaule, 1881.
Capitellidés	....	Eisig, 1887.
Sigalion	Elytres (racines avec fibres radiculaires)	Joseph, 1903.
Lagis Koreni	Œsophage, intestin moyen (racines convergentes ou divergentes)	Brasil, 1904.
Malacoceros	Cirrhes lamelleux (racines parallèles)	(Observ. pers.)
Chrysopetalum et *Euphrosyne*	Organe nucal	Racovitza, 1896.
Ampharete	Gouttière intestinale	Fauvel, 1897.
Bryozoaires.		
Alcyonidium	Cellules de passage du pharynx à l'œsophage. Cellules de la gouttière dorsale ciliée de l'intestin.	(Observ. pers.)
Géphyriens.		
Sipunculus nudus	Urnes (racines avec fibre terminale); rien de semblable, pas de racines (obs. pers.)..........	Metalnikoff, 1900. Selensky, 1908.
Entéropneustes.		

Ptychodera clavigera	Epiderme	K. C. Schneider, 1902.
Mollusques.		
Amphineures.		
Chaetoderma nitidulum	Bouelier buccal	N. Holmgren, 1903.
Lamellibranches.	Branchies. Intestin	Valentin, 1842, Stuart, 1865, 1867.
Anodonta	Branchies. Intestin. Tentacules	Marchi, 1866.
	Branchies (fibre terminale)	Eimer, 1877.
	Typhlosolis (fibre terminale)	Engelmann, 1880. Heidenhain, 1899. Ellermann, 1899. Apathy, 1897. Nussbaum, 1877.
	Typhlosolis (fibre terminale dissociée en filaments)	Schneider, 1902.
	Branchies	Engelmann, 1880. Wallengren, 1905. Janssens, 1893.
Unio	Intestin. Typhlosolis (fibre terminale)	Apathy, 1897. (Observ. pers.)
	Branchies	Janssens, 1893.
Pecten	Branchies	Hensen, 1865.
	Manteau	Janssens, 1893. Patten, 1886.
Cyclas	Cellules intestinales courtes et larges	Engelmann, 1880.
	Tentacules (fibre terminale)	Marchi, 1866.
Gastropodes.		
Helix	Conduits hépatiques (racines avec fibre terminale)	Benda, 1899. Ellermann, 1899. Heidenhain, 1899, E. Holmgren, 1904.
Eolinidés	Larves, velum	Stuart, 1865, 1867.
Aeolis papillosa	Papilles, face interne de l'épithélium	
Céphalopodes.		
Sepia	Épithélium de l'uretère et de l'entonnoir vibratile	Grobben, 1884.
	Intestin	(Observ. pers., prépar. du Prof. Dustin.)
Verania sicula	Crête statique. Conduit de Kölliker	Hamlyn-Harris, 1903.
Vertébrés.		
Amphioxus	Cellules uniciliées du foie	K. C. Schneider, 1902.
Sélaciens	Canalicules urinaires	Joseph, 1903.
Téléostéens.		
Salmo	Fossettes olfactives	Fürst, 1900.
Amphibiens.		
Axolotl	Branchies	Eimer, 1877.
Salamandra	Branchies, muqueuse palatine	K. C, Schneider, 1902. Eimer, 1877.
Rana	Muqueuse olfactive, muqueuse palatine	Engelmann, 1880. Eimer, 1877.
Rana fullonica	Ependyme, plexus choroides (fibre terminale)	Studnicka, 1900.
Mammifères.		
Lepus cuniculus	Muqueuse bronchique	Engelmann, 1880.
	Épithélium tubaire	Moreaux, 1912.

Homo	Ependyme et plexus choroïdes (avec fibre terminale)	Friedreich, 1858, 1859. Studnicka, 1900.
	Cerveau et foie pathologique (kystes ciliés)	Eberth, 1866.
	Vésicule biliaire	Friedreich, 1858, 1859.
	Muqueuse nasale	Valentin, 1842.

Par contre, dans beaucoup de cellules ciliées, il a été jusqu'ici impossible de déceler des racines, par exemple dans l'épididyme des Mammifères (Aigner, 1900, Fuchs; 1902).

Un dernier point reste à soulever. Il peut arriver, dans des cellules uniflagellées telles que les Flagellates et que certaines cellules épithéliales des Métazoaires (par ex., cellules ectodermiques de la larve de *Spongilla lacustris*, d'après Maas, 1890), que le fouet se prolonge jusqu'au noyau sur lequel il paraît s'insérer (voir chap. II). Devra-t-on considérer le prolongement intracytoplasmique du fouet comme une racine flagellaire ou ciliaire, comme un rhizoplaste? Pütter, 1904, estime que c'est affaire de goût de dire que le fouet s'insère directement au noyau, ou de considérer son prolongement intracellulaire comme une racine. Nous pensons cependant que la signification de la racine ciliaire ou du rhizoplaste doit être restreinte au filament qui s'étend entre le corpuscule basal et le noyau, et que hors l'interposition d'un grain basal sur le trajet du fouet ou du cil on ne peut parler de racine.

Il y a lieu d'examiner successivement la disposition et les relations des racines ciliaires, leurs caractères structuraux et de chercher d'après ces données à établir leur nature morphologique.

Nous pouvons d'abord, pour déblayer le terrain, écarter deux opinions qui sont devenues aujourd'hui inacceptables. D'une part, Rabl-Rückhard, 1868, Leydig, 1850, 1857, et plus récemment Ellermann, 1899, ont attribué les racines ciliaires soit à des replis, soit à des crêtes épaissies de la membrane cellulaire. D'autre part, Apathy, 1897, a fait des racines ciliaires des terminaisons intracellulaires de fibrilles nerveuses; cette manière de voir a été aussi défendue par Metalnikoff, 1900.

Il est acquis que les racines ciliaires sont des filaments indépendants de la membrane cellulaire et véritablement intraprotoplasmatiques. Il est reconnu aussi qu'elles prolongent directement les

cils proprement dits, s'insérant comme eux sur les corpuscules basaux, qu'on peut les considérer comme la partie des cils qui plonge dans le protoplasma, qu'elles sont les pièces radiculaires de ces cils. C'est ce qu'a établi Engelmann. « Chaque racine, dit-il, s'attache directement à une pièce pédieuse et ne se termine pas entre deux pièces pédieuses. Le lien entre les deux est habituellement plus solide que celui d'un simple accollement, mais se détruit assez facilement sous l'influence de liquides macérateurs, sinon aussi aisément que celui qui existe entre les pièces pédieuses et les cils. »

Cependant, il faut rappeler ici que, d'après Apathy, il y a discordance entre les racines et les corpuscules basaux d'une part, les cils de l'autre. Il convient d'ajouter aussi que le nombre des racines ne correspond pas toujours à celui des corpuscules basaux et des cils et que la disproportion numérique doit entraîner une discordance nécessaire. Gurwitsch, 1900 (fig. 27 et 28), (1904 fig. 36), a montré, par l'examen de coupes transversales pratiquées les unes au niveau des corpuscules basaux, les autres à la hauteur des racines, que le nombre des premiers dépassait de beaucoup celui des secondes et que le rapport était de 200-300 pour les premiers à 20-30 pour les racines. Ces racines sont disséminées sans ordre sur la coupe transversale de la cellule et ne correspondent aux corpuscules basaux ni par leur position, ni par leur nombre; elles ne peuvent donc être chacune en relation avec un corpuscule basal. Gurwitsch se fait lui-même l'objection, que la coupe transversale pourrait avoir intéressé non les fibres radiculaires isolées, mais des faisceaux de fibrilles confondues en une fibre plus forte, qui résulte, ainsi qu'on le verra ci-dessous, de la convergence générale de toutes les racines en un cône radiculaire; des coupes pratiquées à un niveau plus élevé auraient montré autant de fibrilles qu'il y a de corpuscules basaux, ainsi qu'on le voit sur les figures données par Heidenhain, 1899. Mais, pour des raisons qu'il serait trop long d'exposer et qui nécessiteraient une description minutieuse de l'objet d'étude (cellules du typhlosolis de l'intestin d'Anodonte) choisi par Gurwitsch, cette objection ne peut se soutenir. Par conséquent Gurwitsch conclut, à peu près dans le même sens qu'Apa-

thy, que « les fibres du cône fibrillaire (des racines) viennent bien au contact de l'appareil vibratile, mais n'adhèrent pas organiquement aux corpuscules basaux ». Plus généralement encore, il conclut que, si même on démontrait dans certaines cellules qu'à chaque corpuscule basal correspond une fibre radiculaire, cela ne changerait rien au fait fondamental : c'est que les deux formations sont génétiquement indépendantes et que, même dans les cellules vibratiles pourvues de racines, la formation de l'appareil vibratile se fait sans la participation du reste du cytoplasme, et qu'une fois différencié cet appareil n'est plus en relation physiologique avec le protoplasma.

Malgré ces opinions divergentes, la concordance des racines avec les corpuscules basaux et les cils et leur connexion directe peuvent être considérées comme classiquement établies.

Erhard fait observer que les racines adhèrent bien plus solidement que les cils eux-mêmes aux corpuscules basaux. Il critique les résultats numériques de Gurwitsch et trouve sur les cellules du typhlosolis de l'Anodonte étudiées par cet auteur un même chiffre de 24 à 28 pour les cils, les corpuscules basaux et les racines. Il fait avec raison remarquer que, sur les cellules où le nombre des individus ciliés est très réduit, la continuité entre les trois constituants de chaque élément cilié et aussi la proportionnalité numérique entre ces trois constituants sont de toute évidence. Brasil, de son côté, arrive à ce résultat, que la racine est inséparable du cil, et que la dégénérescence de l'une suit celle de l'autre, si même elle n'en est pas la conséquence directe. Peter, 1899, avait du reste réussi à isoler un individu cilié complet dans une cellule vibratile, prouvant ainsi la continuité du cil et du corpuscule basal avec la racine.

Parties des corpuscules basaux avec lesquels nous admettons qu'elles sont en connexion directe, les racines ciliaires s'enfoncent plus ou moins profondément dans le corps cellulaire. Dans ce trajet elles peuvent suivre trois directions différentes.

Ou bien, elles demeurent parallèles les unes aux autres, ou bien elles convergent les unes vers les autres et s'unissent en un cône radiculaire; ou enfin elles divergent les unes des autres.

Dans le premier cas, les racines plongent verticalement dans le cytoplasme, en demeurant parallèles entre elles. Leur direction continue exactement celle des cils correspondants. Les racines apparaissent alors comme les ombres régulièrement verticales d'une ligne de roseaux dressés sur le bord d'une eau tranquille. La longueur des racines varie dans ce cas beaucoup. Elles sont en général assez courtes, quelquefois très longues, mais pas assez pour

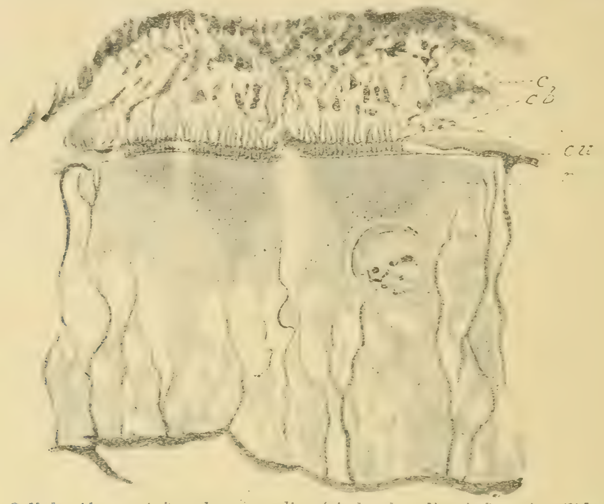


Fig. 67. — *Cellules tégumentaires des appendices* (cirrhes lamelleux) *d'une Annélide Polychète* (Malacoceros). — *c*, cils extrêmement longs, sectionnés en plusieurs tronçons; *cu*, bande cuticulaire (colorée en vert sur la coupe) qui revêt la face superficielle de la cellule et que les cils traversent pour s'insérer aux corpuscules basaux; *cb*, double rangée des corpuscules basaux; *r*, racines ciliaires, dont une partie seulement est visible à cause de l'obliquité de la coupe. × 750. — Liq. de Bouin. Triple coloration : éosine, fer, vert-lumière.

atteindre le niveau du noyau. Les cellules vibratiles qui tapissent certains appendices cutanés, chez l'Annélide *Malacoceros*, m'ont fourni des spécimens superbes de cette disposition (fig. 67). Les racines ne sont parfois représentées que par une rangée de bâtonnets courts, raides, épais et tous exactement de même longueur. On peut se demander si cette disposition n'est pas le reste de celle que Brasil (fig. 23-26) décrit chez *Lagis*; on voit sur ces figures que les cils sont supportés par une rangée de bâtonnets pédieux (représentant, d'après l'auteur, une bordure en brosse) fixés sur une ligne de corpuscules basaux. Au-dessous de cette ligne qui marque la surface cellulaire on trouve plongeant dans la

cellule une rangée de bâtonnets qui sont le prolongement et apparaissent comme le reflet exact des bâtonnets pédieux et peuvent en être considérés comme les racines; de ces bâtonnets partent les racines ciliaires qui sont comme l'image renversée des cils. Si l'on admet maintenant que les racines ciliaires s'atrophient avant que les cils eux-mêmes disparaissent, on aura l'illusion de racines ciliaires très courtes, tandis qu'on n'aura en réalité affaire qu'aux racines des bâtonnets pédieux. Une image analogue se trouve dans le cas où les fibres radiculaires sont parallèles entre elles ou à peu près; elles traversent souvent la cellule dans toute sa hauteur, tout en s'écartant et déviant de leur direction générale au niveau du noyau. C'est ce que Heidenhain, 1899, a observé dans les cellules intestinales d'*Helix* et ce que Schneider, 1902, a figuré aussi pour plusieurs objets. Nous avons rencontré cette disposition dans plusieurs cas et notamment dans les cellules de la gouttière dorsale de l'intestin chez les Bryozoaires (*Alcyonidium*, par ex.) où elle est exprimée avec une brutale évidence. On voit (fig. 68) que des corpuscules basaux descendent verticalement un petit nombre de racines longues et épaisses qui traversent presque toute la hauteur de la cellule, se perdant dans un cytoplasme grossièrement granuleux. Sur ces racines on aperçoit de distance en distance des granules qui les épaississent, produisant l'aspect nodulaire et variqueux qu'ont décrit C. Schneider et Kolačev. Les membranelles des cellules de coin dans les lamelles branchiales des Lamellibranches présentent, comme on le verra au chapitre VII, des racines ciliaires plus puissantes encore.



Fig. 68. — *Cellules ciliées de l'intestin d'*Alcyonidium, *avec racines ciliaires parallèles.* — Sublimé acétique. Fer, éosine, vert-lumière. × 750.

Le cas le plus fréquent est celui dans lequel les racines ciliaires en s'enfonçant dans le cytoplasme convergent les unes vers les autres jusqu'à se rejoindre en un cône radiculaire, terminé lui-même par une fibre radiculaire (fig. 69). Il a déjà été décrit par Engelmann

dans les cellules du typhlosolis de l'Anodonte. Il a été trouvé depuis dans un grand nombre de cellules dont Erhard donne une liste que nous complétons encore : cellules de l'œsophage et de l'intestin moyen de *Lagis* (Brasil, 1904), urnes des Siponcles (Metalnikoff, 1900), cellules du coussinet latéral de la peau (élytres) de *Sigalion* (Joseph, 1903), cellules de coin des branchies et cellules des tentacules buccaux de *Cyclas* (Engelmann, 1880), cellules du typhlosolis de l'Anodonte (Engelmann, 1880; v. Lenhossèk, 1888; Heidenhain, 1899; Ellermann, 1899; Apathy, 1897; Erhard, 1910; Kolačev, 1910), de l'Unio (Apathy, 1897) et de l'Huître (Kolačev); cellules des conduits hépatiques d'*Helix* (Benda, 1899; Heidenhain, 1899; Ellermann, 1899; Holmgren, 1904; Kolačev, 1910); cellules de l'épendyme de *Rana fullonica* et de l'Homme (Studnicka, 1900), etc. La fibre radiculaire ou filament terminal suit un trajet rectiligne ou plus souvent sinueux, longe le noyau, le dépasse le plus souvent et s'arrête dans la partie profonde de la cellule. Engelmann, Apathy, Brasil, Erhard ont établi avec certitude que la fibre radiculaire n'entre pas en relation avec le noyau. Engelmann l'avait suivi jusqu'au pied même de la cellule; mais le plus souvent on ne peut la suivre jusque-là; ni Brasil, ni Erhard, ni d'autres n'y ont réussi. En tout cas il est certain qu'elle se termine librement dans le cytoplasme et qu'elle ne sort pas de la cellule (Erhard); elle ne peut donc représenter, comme Apathy l'a voulu, l'extrémité d'une fibre nerveuse dont les fibrilles dissociées seraient les racines ciliaires. Il est difficile de décider comment se termine la fibre radiculaire, de dire si elle s'amincit à son extrémité et si dans sa partie la plus profonde sa colorabilité diminue (Erhard); on la perd simplement parce qu'elle s'arrête, sans qu'on l'ait même vue s'effiler. K. C. Schneider, 1902, lui a décrit chez l'Anodonte un mode de terminaison particulier qu'Erhard n'a pas

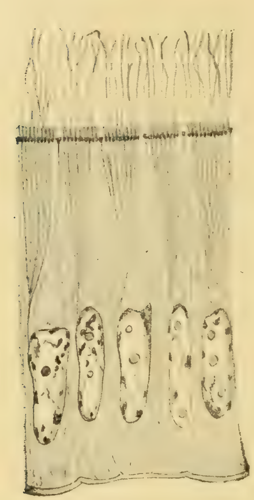


Fig. 69. — *Cellule épithéliale du typhlosolis intestinal d'un* Unio, *avec racines ciliaires convergentes et formant une fibre radiculaire.* — Liq. de Flemming. Hématoxyline ferrique, vert-lumière. × 500.

retrouvé; il l'a vue se dissocier en fibrilles qui vont se fixer à la base de la cellule (fig. 460). On peut rapprocher de cette disposition celle que Brasil a constatée chez la Pectinaire (*Lagis*); tandis que de haut en bas le cône radiculaire s'effile en une fibre radiculaire, il part du fond de la cellule et en sens inverse un cône de fibrilles cytoplasmiques dont la pointe se rapproche de celle du cône radiculaire et paraît se raccorder avec la fibre radiculaire (sa fig. 23).

Benda, 1899, a pensé que l'accolement des fibrilles radiculaires en une fibre commune, que leur convergence en un cône radiculaire, n'était qu'une apparence, due à ce que ces racines, à l'endroit où elles atteignent le noyau, manquent de place et s'accolent les unes aux autres. Il y aurait d'après cela, dit Heidenhain, 1899, des cônes radiculaires vrais et des cônes apparents ou pseudocônes, tels que les admet Benda. L'étude des cellules à plateau de l'intestin de Grenouille, qu'on peut comparer aux cellules ciliées, a permis à Heidenhain (1899) d'y constater des différenciations fibrillaires remarquables homologues aux racines ciliaires des éléments vibratiles. Les fibrilles y forment deux faisceaux coniques qui montent en s'épanouissant, en divergeant et s'élargissant vers la surface de la cellule jusqu'au-dessous du plateau; l'élargissement du faisceau fibrillaire est dû à la division dichotomique que subissent les fibrilles à mesure qu'on se rapproche de la base du cône; la division se fait de telle sorte que les fibrilles issues d'une même branche mère restent juxtaposées en un fascicule, si bien que la coupe transversale du cône fibrillaire donnerait une image analogue à celle des champs de Cohnheim des cellules musculaires. Les deux faisceaux fibrillaires laissent entre eux un espace, que Heidenhain appelle le champ mort et qui est occupé par le noyau. Selon que la coupe est sagit-

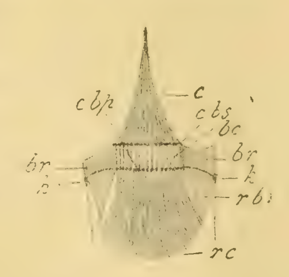


Fig. 70. — *Cellule épithéliale de l'intestin moyen de* Lagis Koreni Mgr, *avec racines ciliaires divergentes*, d'après Brasil. — La partie superficielle seule de la cellule est représentée. *c*, touffe centrale de cils; *br*, *br*, bordure en brosse surmontant la zone périphérique de la surface cellulaire; *cbs*, *cbp*, rangées superficielle et profonde de corpuscules basaux; *bc*, bâtonnets cilifères ou pédieux entre ces deux rangées; *rbr*, racines de la brosse; *rc*, faisceau divergent des racines ciliaires; *k*, *Kittleisten*. — Liq. de Brasil (alcool picrique, formol, ac. acétique); color. au fer × 1 000.

tale ou frontale, on aperçoit un cône seulement, dont la pointe longe le noyau, ou bien les deux troncs de cône dont les sommets tronqués comprennent entre eux le noyau. Heidenhain croit que les pseudo-cônes et les cônes vrais peuvent coexister dans les cellules vibratiles, telles que celles des conduits hépatiques d'*Helix* et celles de l'intestin d'*Anodonta*. Car, dans les cellules hépatiques d'*Helix*, la forme conique vraie peut se constater, que l'orientation de la coupe de la cellule soit sagittale ou frontale.

La troisième disposition des racines ciliaires a été décrite par Brasil dans la région distale de l'intestin moyen chez la Pectinaire (*Lagis*). Les racines ciliaires ne sont ni parallèles, ni convergentes, mais au contraire divergentes. A un faible grossissement, les faisceaux divergents de ces racines dessinent dans l'épithélium des festons caractéristiques. Chaque cellule supporte un pinceau de cils conique; ces cils sont portés par l'intermédiaire de petits granules sur de hauts bâtonnets pédieux, dont chacun se rattache à une racine ciliaire par un corpuscule basal. L'appareil vibratile ainsi constitué n'occupe pas toute la surface de la cellule, mais seulement sa région centrale; la périphérie de la cellule porte une bordure en brosse (fig. 70). Nous reviendrons à propos des bordures en brosse sur ces cellules, intéressantes à divers titres.

Dans certains cas, les racines ciliaires typiques, formées de filaments indépendants, dont on vient de lire les principales dispositions, sont représentées par des formations variées qui leur équivalent certainement. Chez les Infusoires ciliés, il existe, ainsi qu'on le verra plus loin, tout un système compliqué d'organites basaux, dont une partie tout au moins est l'homologue des racines ciliaires; c'est notamment une lamelle homogène, de forme triangulaire sur les coupes, la lamelle basale, qui plonge dans le cytoplasme. On retrouve dans certaines cellules des Métazoaires une formation analogue. Ainsi, dans l'épididyme des Mammifères il existe, d'après Lenhossèk, 1898, et d'après Fuchs, 1902, au-dessous des corpuscules basaux, un corps, en forme de cône très surbaissé, qui ne présente aucune différenciation fibrillaire, mais qui, d'après Fuchs, est formé de mitochondries et offre un aspect aréolaire; c'est pour ces auteurs l'équivalent du faisceau des racines ciliaires.

Holmgren, 1902, a retrouvé dans les cellules épididymaires et dans les cellules des conduits hépatiques d'*Helix* la même formation, qu'il considère comme de nature trophospongiale; dans les cellules des canaux hépatiques d'*Helix* elle occupe le champ mort, mais, contrairement à Fuchs, n'a aucune relation avec les cils. Un corps analogue au précédent, de forme conique aussi, homogène et très colorable, caractérise les cellules acoustiques et a été décrit par plusieurs auteurs, notamment Fürst, 1900; il n'est pas douteux qu'il représente aussi l'ensemble des racines ciliaires.

Diverses formations ont été prises pour de vraies racines ciliaires ou ont été confondues avec elles.

Telles sont les fibrilles radiaires décrites de plusieurs côtés dans l'ectoplasma des Protozoaires. Bütschli, 1878, chez *Bursaria* et chez un Flagellate, le *Pseudospora*, a trouvé dans l'ectoplasme des fibrilles verticales en rapport avec les cils, qu'il considère comme des parois épaissies des alvéoles. Strasburger, 1876, décrit la même disposition dans les zoospores des *Vaucheria*, où chaque bâtonnet sert de soutien à un cil. Maupas, 1883, trouve des formations semblables chez un grand nombre de Ciliés. Mais Schuberg, 1877, ne croit pas devoir les mettre en relation avec les cils, parce qu'elles existent dans des régions aciliées, telles que la plus grande partie du péristome de *Bursaria* et que le corps des Dinoflagellés. Il ne s'agit là sans doute que de différenciations des parois du cytoplasme alvéolaire (Pütter).

D'après Rabl-Rückhard, 1868, et d'après Ellermann, 1899, on aurait même confondu avec des racines ciliaires de simples plissements longitudinaux de la membrane cellulaire.

Enfin nous dirons plus loin comment on a voulu identifier les racines ciliaires à des tonofibrilles, c'est-à-dire à des filaments densifiés, différenciés dans la charpente cellulaire même.

2° *Structure et nature des racines ciliaires.*

L'aspect des racines ciliaires est habituellement le suivant. Elles se présentent comme des fibrilles continues, rigides, rectilignes ou légèrement curvilignes dans leur direction générale, mais jamais

sinueuses. Elles sont indivises et ne paraissent pas avoir de relations avec le cytoplasme ambiant. Cependant Vignon, 1900, 1901, et Kolačev, 1910, ont admis qu'elles se continuaient avec la charpente cytoplasmique. Ce dernier notamment figure des racines irrégulières et sinueuses, noueuses, des nodosités desquelles se détachent des filaments plus pâles transversaux, qui les relient entre elles ainsi qu'au réseau de la charpente cytoplasmique générale.

Tantôt les racines sont lisses et comme tracées au tire-ligne. Tantôt elles présentent sur leur trajet des granulations qui les rendent noueuses et leur donnent un aspect moniliforme. Cet aspect a été décrit par Engelmann, 1880, et Lenhossèk, 1898, chez *Helix*; par Benda, 1899, sur divers objets; par K. C. Schneider, 1902 (fig. 10, 11), dans les cellules tégumentaires de *Planocera folium* et de *Sigalion squamatum*; par Kolačev, 1910, dans l'intestin d'Anodonte. Déjà auparavant, Claparède, 1873, les avait trouvées fortement granuleuses, et Gaule, 1881, dans les cellules des branchies d'*Aricia fœtida* leur avait même décrit une striation transversale. Les grains qu'elles présentent sur leur trajet ont été désignés par Schneider sous le nom peu significatif de « desmochondres » et ont été considérés par Benda, ainsi qu'on le verra ci-dessous, comme des mitochondries.

Non seulement les racines ciliaires sont fréquemment moniliformes, mais elles peuvent même se décomposer en granules isolés qui restent sériés verticalement. Kolačev (fig. 1) représente désagrégées en grains les racines ciliaires d'une cellule intestinale d'Anodonte, dont les cils, d'autre part, offrent la segmentation transversale décrite plus haut (p. 510). Cet aspect, qu'on peut parfois peut-être attribuer à l'influence des réactifs, a sans doute une signification fonctionnelle et correspond à un certain état du fonctionnement de l'élément vibratile; il peut aussi être symptomatique d'un certain état d'évolution ou, au contraire, de régression de la cellule ciliée.

Nussbaum, 1877, les a décrites comme formées d'un filament contractile et d'un filament élastique juxtaposés : disposition que Gaule, 1881, n'a pu retrouver.

Les racines ciliaires sont électivement colorables, et particulière-

ment basophiles; elles conservent l'hématoxyline ferrique si la différenciation n'est pas poussée trop loin. Il résulte de leur colorabilité, qu'au point de vue de leur nature morphologique, elles doivent être tout au moins considérées, avec Vignon et Kolačev, comme des portions différenciées de la charpente cytoplasmique, avec laquelle, selon ces auteurs, elles restent en continuité. L'un et l'autre admettent qu'elles naissent par allongement et régularisation des travées du cytoplasme ordinaire; les travées longitudinales subsisteraient seules pour former les racines; les travées transversales disparaîtraient. Leur colorabilité élective donne à penser qu'elles sont peut-être quelque chose de plus que de simples portions épaissies du cytoplasme ordinaire. J'ai émis l'idée (1898-1899) qu'elles représentaient, dans les cellules vibratiles, le protoplasma supérieur, fonctionnel. Benda, 1899, 1900, se fondant sur les résultats de sa méthode de coloration des mitochondries, les a considérées comme de nature mitochondriale.

Les racines des cils, dit Benda, sont dans beaucoup de cellules vibratiles des Mollusques (conduits hépatiques d'*Helix*, épithélium intestinal d'*Anodonta*) de vrais chondriomites. Sur les mêmes objets, on trouve par places que les racines ciliaires sont des filaments cytoplasmiques entourés d'une couche épaisse de mitochondries. Chez les Vertébrés, Benda a vu cette dernière forme de racines ciliaires dans les entonnoirs vibratiles du rein de *Torpedo* et de *Bufo*, dans l'épithélium pharyngien de la Grenouille, dans la trompe de Fallope de la Souris, dans les cellules vibratiles d'un polype nasal de l'Homme. Chez les Infusoires (*Balantidium*), à la base des cils, on trouve des séries de granules mitochondriaux.

Le rôle physiologique des racines sera discuté dans un chapitre suivant (chap. VI). Mais dès à présent une question doit être soulevée, sinon résolue, sur la morphologie des racines ciliaires. Certaines cellules vibratiles présentent, comme l'ont vu Schneider, Kolačev et d'autres auteurs, dans toute la hauteur du corps cellulaire, des fibrilles verticales et parallèles, rectilignes ou sinueuses, unies ou non à la charpente cytoplasmique ordinaire. Ces fibrilles méritent ainsi d'être considérées comme des tonofibrilles. Comme, d'autre part, à leur extrémité superficielle, on peut les trouver en

continuité avec les corpuscules basaux et les cils, la question se pose de savoir si les tonofibrilles de certaines cellules représentent les racines ciliaires. Je possède sur ce sujet deux observations qui sont en somme contradictoires. D'une part, en effet, dans les cel-

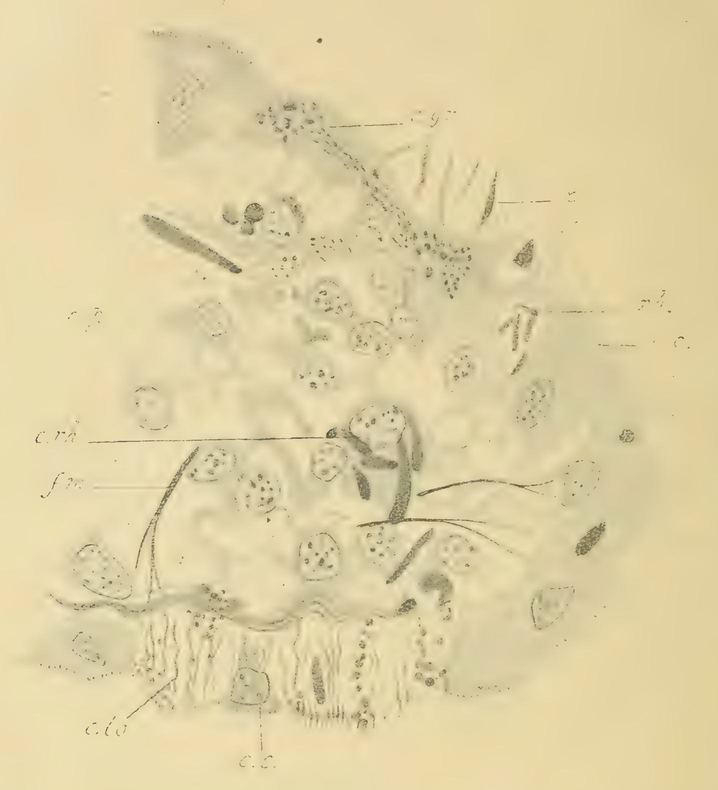


Fig. 71. — *Coupe transversale du bord d'une* Planaria gonocephala. — *c.c*, cellules ectodermiques ciliées; *c.to*, cellules n'existant que sur la face ventrale de l'animal et limitées à une région très étroite; elles se caractérisent par la présence de tonofibrilles qui se continuent avec les poils courts, raides et peu nombreux d'une bordure en brosse; entre les tonofibrilles, des grains de sécrétion; *c.gr*, cellule à enclaves granuleuses sidérophiles n'existant qu'en ce point sur la face dorsale de l'animal; sur elle s'implantent des corps *x*, lancéolés, sidérophiles, sauf dans leur partie basale qui est claire et qui forme un pédicule distinct; *rh*, rhabdites dans l'ectoderme; *c.rh*, cellules à rhabdites, dans le parenchyme; *c.p*, cellules parenchymateuses; *f.m*, fibres musculaires ramifiées, insérées à la face profonde de l'ectoderme. — Liq. de Bouin; fer, éosine, vert-lumière. × 750.

lules des cirrhes lamelleux d'une Annélide, le *Malacoceros* (fig. 67), on voit monter, de la base de la cellule vers la surface, des fibres épaisses et très colorables qui ont bien les attributs des tonofibrilles, tandis que, descendant de la surface, les racines ciliaires plongent

profondément dans le cytoplasme, sans contracter aucune relation avec les tonofibrilles, dont, d'ailleurs, leur aspect les distingue totalement. D'autre part, j'ai constaté dans une région étroitement localisée de l'épiderme de *Planaria gonocephala*, l'existence d'un petit nombre de cellules très spéciales (fig. 71, *c.to.*); elles possèdent un système de tonofibrilles fortes et sinueuses, qui se continuent manifestement, malgré l'intermédiaire d'une fine membrane (cuticule?), avec les poils courts et raides d'une bordure en brosse, c'est-à-dire d'un appareil cilié.

(*A suivre.*)

Bibliographie.

Human Embryology and Morphology, par AR. KEITH, 3e édition, avec 442 figures. Edward Arnold, London, 1913.

A. Keith vient de faire paraître la troisième édition de son traité d'embryologie, complètement remaniée et augmentée de 125 figures nouvelles.

Ce livre est un exposé didactique du développement morphologique des organes et des appareils. Aussi Keith emprunte-t-il ses dessins et ses descriptions aux travaux originaux et schématise-t-il texte et figures. Il se fonde essentiellement sur les données de l'embryologie comparée pour expliquer ou éclairer l'ontogénie humaine. Il est inutile d'énumérer les chapitres, car tous les appareils et tous les organes sont successivement étudiés. L'histogenèse n'occupe qu'une place minime dans cet ouvrage. Cependant, sans dire gare, Keith donne de bonnes leçons aux histologistes. A propos du développement du sang, il ajoute quelques éclaircissements sur les hématies ou globules rouges de l'adulte, qu'il désigne sous le nom d'*érythroplastides*; on sait que S. Minot les appelle *plastides*. N'est-ce pas contraire au bon sens de donner le nom d'*érythrocytes* à des éléments qui se caractérisent par l'absence de noyau? Cet exemple suffit pour montrer que le livre de Keith est marqué au bon coin.

ÉD. RETTERER.

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD.

Coulommiers. Imp. Paul BRODARD

XLIXe ANNÉE, 1913. N° 6. — NOVEMBRE-DÉCEMBRE

7514

Journal de l'Anatomie et de la Physiologie

normales et pathologiques

de l'Homme et des Animaux

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

CONTINUÉ PAR

GEORGES POUCHET (1885-1894) et MATHIAS DUVAL (1894-1907)

PUBLIÉ PAR MM.

É. RETTERER
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

F. TOURNEUX
Professeur à la Faculté de médecine de Toulouse.

AVEC LE CONCOURS DE MM.

A. BRANCA
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

G. LOISEL
Directeur du Laboratoire d'Embryologie générale à l'Ecole des Hautes Études.

A. SOULIÉ
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Toulouse.

SOMMAIRE

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN
108, Boulevard Saint-Germain, PARIS

Renouvellement d'abonnement au 1er janvier 1914.

Cette livraison étant la dernière de l'année 1913, nous prions nos abonnés de nous adresser leur renouvellement pour l'année 1914 par l'intermédiaire de leur librairie ou d'un bureau de poste. — Tout abonné qui ne nous aura pas envoyé pour le 15 décembre prochain un avis contraire recevra par l'intermédiaire de la poste une quittance de recouvrement du montant de son abonnement pour 1914.

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro	6 fr. »
Un an, pour Paris	30 »
— pour les départements et l'étranger	33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;

2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;

Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique.*

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés *franco* à la Librairie Félix Alcan, 108, boulevard Saint-Germain, Paris (6e).

Études d'un Veau opodyme

PAR

F.-X. LESBRE et R. PÉCHEROT
Professeur Chef de travaux
à l'École nationale vétérinaire de Lyon.

Le genre opodyme, caractérisé par une tête unique en arrière, se séparant en deux faces distinctes à partir de la région oculaire, comporte d'assez nombreuses variétés établissant transition d'une part au genre iniodyme, d'autre part au genre rhinodyme. Dans un travail publié dans ce même journal, en 1906[1], nous avons déjà mentionné les variétés : *tétrophtalme* (à quatre yeux), *synophtalme* (dont les yeux internes sont soudés mais encore distincts), *triophtalme* (à trois yeux, le médian en résumant deux), *diophtalme* (à deux yeux, les yeux internes ayant disparu sur le plan de soudure), *monostome* (les deux bouches confondues en une seule) — et d'autres variétés encore dans lesquelles la duplicité du sujet se manifestait non seulement à la tête mais encore à l'extrémité opposée : opodymes iléadelphe, pygomèle, dioure, etc.

Si nous revenons aujourd'hui sur cette monstruosité, c'est à l'occasion d'un cas présentant un certain nombre de particularités inédites, constaté sur une espèce où l'opodymie est relativement rare[2] et sur un individu qui a vécu, tandis que, en général, les opodymes meurent presque aussitôt après la naissance.

Il s'agit d'un veau dont la tête nous fut envoyée par M. Guerrin, vétérinaire à Maiche (Doubs), auquel nous sommes heureux

1. Lesbre et Forgeot. *Contribution à l'étude anatomique des monstres hypsiloïdes et xioïdes.*

2. Dans l'espèce bovine, en effet, l'iniodymie est beaucoup plus fréquente que l'opodymie.

d'adresser ici un public remerciement. Il naquit à terme d'une vache montbéliardaise et fut sacrifié au bout de six jours à cause de l'impossibilité où il se trouvait de teter; mais il aurait pu continuer à vivre si l'on avait voulu s'astreindre à l'alimenter artificiellement, en versant le lait dans sa bouche, car il déglutissait sans trop de difficulté. Il était d'ailleurs, à l'exception de la tête, régulièrement conformé de toutes les parties du corps et normalement développé. Ce n'est pas la première fois que l'on rencontre un opodyme viable soit dans l'espèce humaine soit dans les espèces animales; nous avons étudié nous-même avec M. le D[r] Guinard un chat opodyme qui vécut plusieurs jours. Is. Geoffroy Saint-Hilaire avait donc raison de dire que « l'opodymie est une cause fréquente mais non pas nécessaire de mort ». Ce sont les opodymes les plus simples, c'est-à-dire ceux qui se rapprochent le plus des rhinodymes qui ont le plus de chances de vivre. Ceux-ci sont en effet parfaitement viables; nous avons étudié l'année dernière, dans ce journal, un bœuf rhinodyme qui avait vécu une dizaine d'années. Cette différence de viabilité entre les rhinodymes et les opodymes tient sans doute à ce que, d'une manière générale, les premiers n'ont qu'une bouche, tandis que les seconds en ont deux communicantes, ce qui rend la succion impossible et la déglutition difficile.

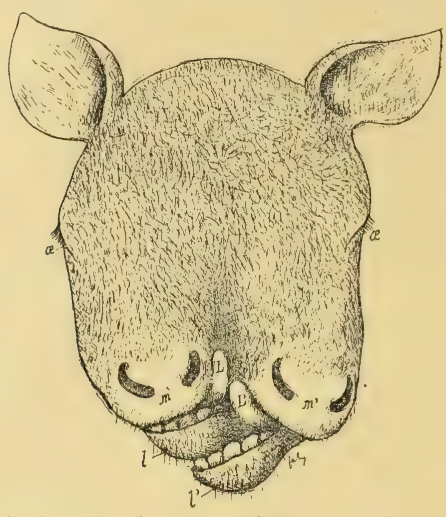


Fig. 1. — *Tête d'un veau opodyme.* — *œ*, *œ*, les deux yeux ; *m*, *m'*, les deux mufles avec les quatre naseaux ; *l*, *l'*, les deux lèvres inférieures laissant voir les deux arcades incisives ; L, L, les deux langues.

Nous allons décrire successivement l'extérieur et la structure de la tête du veau qui fait l'objet de ce travail.

Extérieur (fig. 1). — Simple en apparence de la partie cranienne

(nuque, front, oreilles, yeux), cette tête se dédoublait antérieurement de manière à présenter deux régions nasales légèrement divergentes, quoique tordues l'une vers l'autre de dessus en dessous, et une grande bouche offrant à son entrée l'extrémité de deux maxillaires inférieurs chevauchants et deux langues.

Chaque région nasale ou chanfrein se terminait par un mufle flanqué de deux naseaux, et les deux mufles étaient séparés par une échancrure correspondant à l'angle de bifurcation de la tête. La respiration ne pouvait se faire que par les narines externes car les internes correspondaient à des fosses en cul-de-sac.

La bouche était manifestement double, de son plancher comme de son plafond; on voyait en effet, à son entrée, deux corps mandibulaires superposés, — le droit chevauchant sur le gauche — portant l'un et l'autre une arcade incisive complète et une langue. A l'intérieur, un éperon médian allant de l'intervalle des deux palais aux branches internes des maxillaires inférieurs, divisait cette cavité en deux compartiments communiquant postérieurement; il présentait à sa base deux rangées de molaires, tandis qu'à son insertion supérieure les molaires concentriques faisaient défaut. Cette cloison résultait évidemment de la fusion des joues internes des deux bouches réunies; elle était d'ailleurs couverte de papilles sur ses deux faces, comme la face interne des joues extérieures.

De ce premier examen, tout superficiel, on pouvait conclure que l'on était en présence d'un opodyme diophtalme à bouches coalescentes, confinant au genre rhinodyme.

Anatomie. — Nous étudierons successivement le squelette et les parties molles.

a) La face nuchale et les faces latérales n'offraient rien de particulier.

La face frontale (fig. 2), manifestement élargie en avant, présentait entre les deux frontaux qui en sont la base ordinaire un os triangulaire, résultant de la fusion des frontaux internes des deux têtes réunies. Au-devant de cet os, vers le fond de l'angle de séparation de celles-ci, se trouvaient trois petites pièces, partiellement soudées — une médiane et deux latérales, la première figurant une trace des zygomatiques internes, les autres, des sus-maxillaires —

pièces sous lesquelles s'ouvrait un large orifice circonscrit d'autre part par une production osseuse irrégulière réunissant les deux palais, et dépendant elle-même des sus-maxillaires internes. Les deux régions nasales étaient tout à fait distinctes, c'est-à-dire qu'il y avait deux paires de sus-nasaux et deux paires d'inter-

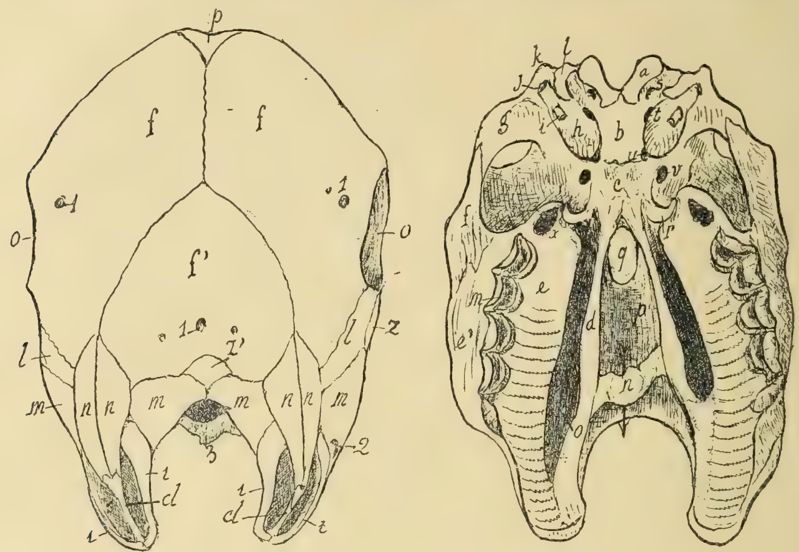


Fig. 2. — *Face frontale de la tête.* — *p*, pariétal; *f*, *f*, frontaux latéraux; *f'*, frontal antérieur; O, O, orbites; 1, 1, 1, trous sourcilliers; *l*, *l*, lacrymaux; *z*, zygomatique; *z'*, trace des zygomatiques internes; *m*, sus-maxillaires; *n*, sus-nasaux; *i*, intermaxillaires; *cl*, cloison médiane du nez; 2, trou sous-orbitaire; 3, commissure des deux palais.

Fig. 3. — *Face basilaire de la tête.* — *a*, condyle occipital; *J*, apophyse jugulaire; *s*, trou condylien; *k*, apophyse mastoïde; *j*, méat auditif; *h*, bulle tympanique; *i*, apophyse hyoïdienne; *t*, trou déchiré postérieur; *u*, trou déchiré antérieur; *g*, surface articulaire de l'apophyse zygomatique; *b*, apophyse basilaire; *c*, sphénoïde; *v*, trou ovale; *p*, apophyse ptérygoïde; *q*, ouverture antérieure de la cavité cranienne; *d*, vomer; *p*, fosse médiane intercalée aux cavités nasales; *n*, pont osseux traversant cette fosse; *o*, fosse nasale excentrique; *e*, demi-palais; *f*, jugal; *e'*, maxillaire supérieur excentrique; *m*, molaires; *x*, alvéole de la première arrière-molaire.

maxillaires; mais, comme nous l'avons déjà dit, les fosses nasales internes se terminaient en cul-de-sac.

La face basilaire (fig. 3) était simple apparemment jusqu'à la partie antérieure du sphénoïde, où elle se dédoublait plus ou moins complètement comme s'il y avait eu bifurcation. Dans l'angle de cette bifurcation se trouvait une profonde gouttière, *p*, traversée

antérieurement par le rudiment osseux, *n*, et communiquant en arrière avec la cavité cranienne par une grande ouverture, *q*. Deux vomers bordaient cette gouttière, séparés chacun du palais correspondant par un intervalle donnant accès dans une cavité nasale. Ainsi l'on voyait, d'un côté à l'autre, deux demi-palais et trois fosses intermédiaires entre lesquelles s'interposaient deux vomers servant de base à des cloisons contenant les fosses nasales internes, en partie atrésiées. Chaque palais ne se complétait qu'à la partie antérieure.

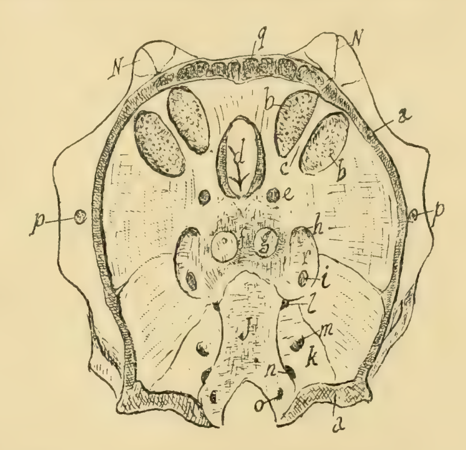


Fig. 4. — *Plancher de la cavité cranienne.* — *a*, section de la voûte du crâne; *q*, sinus frontaux; N, os du nez; *p*, trou sourcilier; *b*, fosses ethmoïdales; *c*, apophyse cristagalli; *d*, ouverture comprise entre les deux sphénoïdes antérieurs; *e*, trou optique; *f*, selle turcique; *g*, glandes pituitaires; *h*, grande fente sphénoïdale; *r*, scissure maxillaire; *i*, trou ovale; *j*, apophyse basilaire; *k*, rocher; *l*, trou déchiré antérieur; *m*, hiatus auditif; *n*, trou déchiré postérieur; *o*, trou condylien.

A première vue on était porté à croire que la tête était simplement divisée en ses deux moitiés comme dans la schistocéphalie; mais elle était réellement dédoublée, ainsi qu'en témoignait nettement la face frontale; il y avait seulement du côté palatin une tendance à revenir au type unitaire par réduction des moitiés concentriques.

L'intérieur du crâne n'était pas moins intéressant à considérer (fig. 4). Au-devant de la gouttière basilaire se voyait une selle turcique élargie, manifestement double, et deux sphénoïdes antérieurs comprenant entre eux une ouverture elliptique donnant accès dans la gouttière intermédiaire aux vomers (fig. 3, *d*). De part et d'autre de cette ouverture existaient deux paires de fosses ethmoïdales et deux apophyses crista-galli, et, à la base de chacune de celles-ci, un unique conduit optique.

Les maxillaires inférieurs avaient leurs branches internes atrophiées et réunies l'une à l'autre, comme il est indiqué figure 5; les deux rangées de molaires qu'elles portaient se trouvaient ainsi

très rapprochées et opposées par la face normalement externe; c'est de leur intervalle que s'élevait l'éperon musculo-muqueux qui divisait la bouche en deux compartiments. Seules les branches maxillaires externes étaient pourvues d'un trou mentonnier.

L'hyoïde était tout à fait simple.

En résumé la constitution ostéologique, dont nous venons de faire connaître les grands traits, révélait une duplicité beaucoup plus étendue qu'on aurait pu le supposer d'après la conformation extérieure.

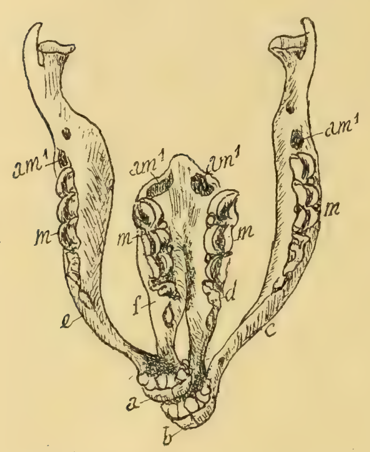


Fig. 5. — *Maxillaires inférieurs.* — *a*, corps du maxillaire droit; *b*, corps du maxillaire gauche; *c*, *d*, branches du maxillaire gauche; *e*, *f*, branches du maxillaire droit; *m*, molaires de lait; *am*¹, alvéole de la première arrière-molaire.

b) Parmi les parties molles, la bouche et le cerveau méritaient tout particulièrement de retenir l'attention. Le pharynx, le larynx, l'œsophage n'offraient rien de particulier.

Nous avons dit déjà que la bouche était double; ses deux parties communiquaient en arrière, où l'on voyait les deux langues se réunir en formant une sorte de fer à cheval embrassant les branches mandibulaires internes (fig. 6). Derrière cette anastomose linguale, le plancher buccal formait une grande dépression précédant l'entrée du larynx. Le voile du palais n'était représenté que par deux languettes très espacées. Les deux palais étaient réduits chacun, dans la plus grande partie de leur étendue, à un demi-palais, séparé du vomer correspondant par un large intervalle faisant communiquer la fosse nasale externe avec la bouche et le pharynx (fig. 3).

Les langues étaient complètes quant à leur constitution musculaire, mais elles ne recevaient pas de nerfs du côté concentrique. Les glandes salivaires étaient en double, à l'exception des parotides; les concentriques étaient plus ou moins rudimentaires (fig. 7).

L'encéphale offrait une constitution en rapport avec la disposi-

tion de la cavité cranienne; c'est-à-dire qu'il était simple en arrière, plus ou moins double en avant (fig. 8 et 9). Le bulbe n'offrait rien de particulier non plus que la protubérance et le cervelet. Les pédoncules cérébraux s'écartaient en avant pour admettre un coin de substance blanche figurant un troisième pédoncule ou plus exactement deux pédoncules concentriques fusionnés; ainsi l'on

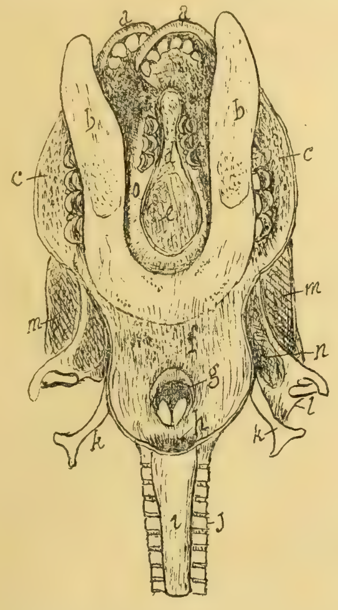


Fig. 6. — *Plancher buccal avec le principe de l'œsophage et du tube laryngo-trachéal.* — *a*, *a*, corps mandibulaires et lèvres inférieures; *b*, *b*, langues; *c*, *c*, joues extérieures; *d*, joue intérieure; *e*, masséters concentriques fusionnés; *f*, dépression pré-laryngienne; *g*, entrée du larynx; *h*, entrée de l'œsophage; *i*, œsophage; *j*, trachée; *k*, *k*, grandes branches de l'hyoïde; *l*, branches externes des mandibules; *m*, masséters excentriques; *n*, ptérygoïdien; *o*, branches internes des mandibules.

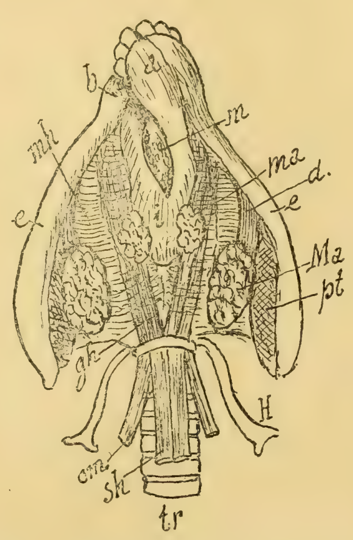


Fig. 7. — *Face inférieure de la région mandibulaire.* — *a*, *b*, corps des deux maxillaires inférieurs; *i*, leurs branches internes réunies; *e*, leurs branches externes; *d*, terminaison du digastrique; *mh*, mylo-hyoïdien; *gh*, génio-hyoïdien; *pt*, ptérygoïdien; H, hyoïde; *sh*, sterno-hyoïdien; *om*, omo-hyoïdien; *tr*, trachée; M*a*, glandes maxillaires excentriques; *ma*, glandes maxillaires concentriques; *m*, glandes molaires concentriques.

voyait trois sillons interpédonculaires réunis en Y, et deux tubercules cendrés portant deux hypophyses situées côte à côte dans la selle turcique (fig. 4).

Les bandelettes optiques, au lieu de former un chiasma comme d'ordinaire, émettaient les deux nerfs optiques à une assez grande distance l'un de l'autre, et, dans l'intervalle de ceux-ci, on

remarquait une petite masse nerveuse lançant un prolongement pédiculé à travers l'ouverture médiane antérieure du crâne, prolongement creux rempli de sérosité qui s'est rompu à la plus légère traction effectuée pour le dégager. Ce diverticule n'était vraisemblablement qu'une vésicule optique restée au stade embryonnaire; il représentait les deux yeux internes, et la petite masse ner-

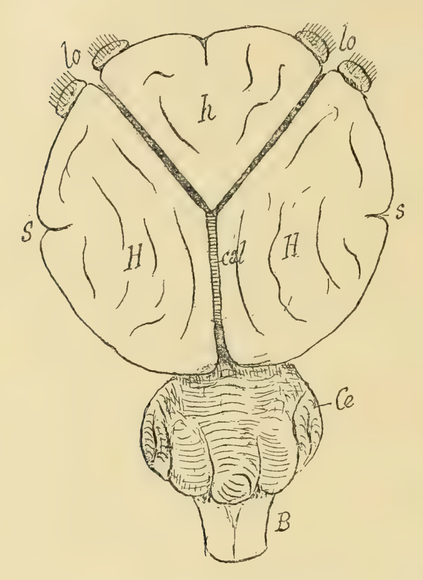


Fig. 8. — *Encéphale, face supérieure.* — B, bulbe rachidien; Ce, cervelet; H, H, hémisphères cérébraux latéraux; *h*, hémisphère cérébral médian; *s*, scissure de Sylvius; *cal*, corps calleux; *lo*, *lo*, lobules olfactifs.

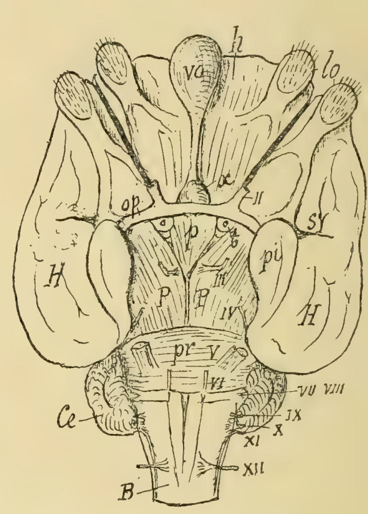


Fig. 9. — *Encéphale, face inférieure.* — B, bulbe rachidien; Ce, cervelet; *pr*, protubérance; H, H, hémisphères cérébraux latéraux; *h*, hémisphère cérébral médian; P, P, pédoncules des hémisphères latéraux; *p*, pédoncule de l'hémisphère médian; *t*, tuber cinereum; *pi*, lobule piriforme; *s*, scissure de Sylvius; *op*, bandelette optique; II, nerf optique; *x*, couche optique médiane; *vo*, vésicule optique; *lo*, lobules olfactifs; III, nerf oculo-moteur commun; IV, n. pathétique; V, n. trijumeau; VI, n. oculo-moteur externe; VII, n. facial; VIII, n. acoustitque; IX, n. glosso-pharyngien; X, n. pneumogastrique; XI, n. spinal; XII, n. grand hypoglosse.

veuse qu'on observait à sa base n'était sans doute qu'un rudiment de thalamus ou de corps genouillés? Le monstre n'était donc pas absolument diophtalme comme il le paraissait à l'extérieur; il en est peut-être de même de tous les opodymes à deux yeux. Il n'est pas sans intérêt de rencontrer un rudiment oculaire, sans

qu'il y ait la moindre trace extérieure d'orbite, la moindre différenciation tégumentaire correspondante.

Le cerveau était formé de trois hémisphères : deux latéraux et un antérieur; ce dernier, enclavé comme un coin entre les deux autres, résumait évidemment deux hémisphères concentriques, il était d'ailleurs partiellement divisé par une scissure médiane; sa face supérieure correspondait au frontal supplémentaire décrit précédemment, en sorte que les trois fentes interhémisphériques formaient un Y qui se juxtaposait exactement aux sutures métopiques. Il n'y avait toutefois qu'un corps calleux; l'hémisphère antérieur n'était pas commissuré avec les latéraux; il ne tenait que par sa base, où plongeait le pédoncule cérébral médian (fig. 9, *p*); et cela n'a pas laissé que de nous surprendre, car, en définitive, l'unique corps calleux commissurait des hémisphères de cerveaux différents, tandis que les hémisphères d'un même cerveau se trouvaient complètement libres. C'est toujours la même tendance qui se manifeste à revenir autant que possible à la condition normale : ici les hémisphères concentriques, fusionnés et réduits, se trouvaient en quelque sorte mis à l'écart comme inutiles, tandis que les hémisphères excentriques tendaient à réaliser l'unité normale; dans le bœuf rhinodyme que nous avons étudié précédemment [1], la nature avait atteint le même but pour un autre moyen : en appariant l'hémisphère médian avec le droit et en mettant le gauche en reliquat; celui-ci était fortement hydropique et comme dégradé de constitution.

Chez le veau qui fait l'objet du présent travail, les trois hémisphères étaient hydropiques, mais surtout le médian, qui n'offrait, à son intérieur, pas trace de corps strié ni de corne d'Ammon. Il n'y avait que deux couches optiques et quatre tubercules géminés, abstraction faite de la petite masse nerveuse que nous avons interprétée plus haut comme une troisième couche optique. La glande pinéale était simple. Quatre lobules olfactifs accouplés correspondaient aux fosses ethmoïdales : deux procédant des hémisphères latéraux, 2 de

1. Lesbre et Pécherot, *Journal de l'anatomie*, 1912. Étude d'un bœuf rhinodyme, avec considérations générales sur les monstres du même genre.

l'hémisphère médian. A partir de la troisième paire inclusivement, les nerfs craniens étaient simples.

Tels sont les principaux faits qu'il nous a été donné de constater à l'aide d'une dissection sommaire suivie de l'étude du squelette. Il nous a paru qu'ils constituaient un complément d'une certaine valeur à divers travaux que nous avons publiés antérieurement dans ce même journal (*loc. cit*).

Les appareils ciliés et leurs dérivés [1]

Par A. PRENANT

Professeur à la Faculté de médecine de Paris.

CHAPITRE V

SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DES ORGANES DE L'APPAREIL CILIÉ

(*Théorie d'Henneguy-Lenhossèk*).

Le but de ce chapitre est de rechercher la valeur morphologique des appareils ciliés et de leurs diverses parties constitutives. Cette valeur morphologique ne pourra être regardée comme établie que quand les appareils ciliés et leurs divers organes constituants auront été homologués à d'autres parties fondamentales de l'organisme cellulaire. Pour établir ces homologies, on dispose de plusieurs moyens.

En premier lieu, on peut chercher à assister à l'évolution cytologique qui, à travers la série des êtres, a conduit à la constitution des cils; on peut, autrement dit, tenter une étude phylogénétique de ces formations.

Une seconde méthode est la méthode ontogénétique. En étudiant le mode de développement des cils, on doit espérer recueillir des indications précieuses sur leur valeur morphologique et sur celle de leurs divers constituants; car en cytogenèse, comme en organogenèse, aucune donnée n'est plus capable qu'un fait embryologique

1. Voir *Journal d'Anatomie,* novembre-décembre 1912, janvier-février, septembre-octobre 1913.

d'éclairer la nature morphologique d'un organe ou d'un organite cellulaire.

On peut, en troisième lieu, comparer les parties constitutives d'une cellule vibratile aux organes fondamentaux et constants d'une cellule quelconque et essayer de transformer les comparaisons en parfaites homologies.

I. — Phylogenèse des appareils ciliés et des fouets.

1° *Affinités des cils et des flagelles.*

Un premier point est à établir.

Celui qui voudrait tracer entre les cils et les fouets une ligne de démarcation tranchée n'y réussirait pas. Outre que le mouvement des cils et celui des flagelles ne sont que deux modalités d'un même mouvement, il n'y a pas de différence morphologique fondamentale à établir entre une cellule flagellée et une cellule ciliée, entre un flagelle et un cil. Le peu qu'on connaît de la structure intime du flagelle et du cil autorise à rapprocher ces deux formations. La seule structure observée de façon quelque peu précise est la structure axiale, qui paraît être commune aux flagelles et aux cils.

Dans la série des zoospores des Algues, certaines formes franchement monadiennes ne possèdent qu'une ou deux expansions mobiles, qu'on ne peut considérer que comme des fouets; dans des formes très voisines (*Vaucheria*), parce que ces expansions deviennent très nombreuses, on ne prononce plus le mot de fouets et on parle de cils.

On fait dériver habituellement les Infusoires ciliés de Flagellés dont le corps aurait été couvert d'un grand nombre de longs fouets égaux (Bütschli et d'autres). C'est pour ces organismes de passage qu'on a créé le terme de *Multicilia* : ex. *Multicilia lacustris*, décrit par Lauterborn, 1896, et Pénard, 1903 (fig. 72). Il possède un petit nombre de longs cils ou fouets insérés sur autant de corpuscules basaux.

La description d'une cellule ciliée de Métazoaire évoque tout de

suite l'idée d'une foule de cils implantés sur la surface libre de la cellule; la véritable cellule vibratile est, par définition même, multiciliée. Cependant il est des cellules épithéliales de Métazoaires qui sont pauciciliées et il en est même d'uniciliées, qu'on pourrait tout aussi bien dire uniflagellées.

Des cas fréquents de cellules pauciciliées ont été décrits dans différents objets.

Dans l'épithélium de la toile choroïdienne, Studnicka, 1899

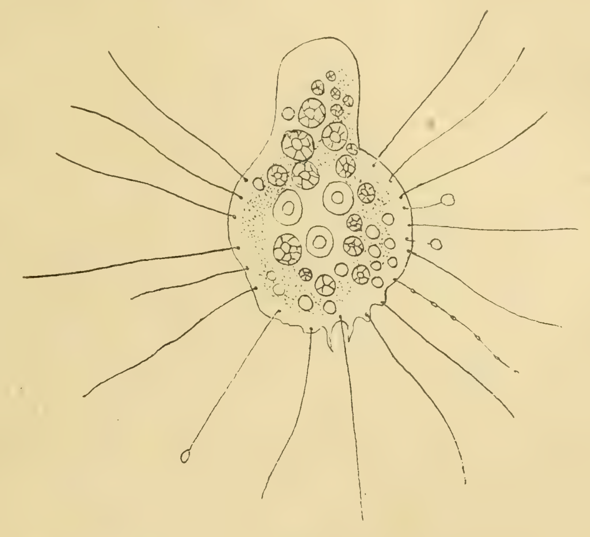


Fig. 72. — *Multicilia lacustris*, d'après Pénard. — Quelques cils sont en voie de dégénérescence.

(fig. 5, 6, 9), Gurwitsch, 1900 (fig. 8, 13, 26), nous-même (fig. 9, B, chap. IV), représentent des cellules flagellées munies de plusieurs cils ou fouets isolés les uns des autres et insérés sur autant de corpuscules simples ou diplosomiques colorables électivement comme des centrosomes. Joseph, 1902, figure ces cellules pauciciliées dans l'épithélium de la capsule glomérulaire (fig. 14) et du canal déférent (fig. 15) de *Torpedo*, où elles sont mélangées à des cellules uniciliées qui seront décrites plus loin sous le nom de *Centralgeisselzellen*. Brasil, 1904, a donné (fig. 35, 45, 82) des images de cellules pauciciliées dans l'épilhélium intestinal de la Pectinaire.

Il est vraisemblable que, dans tous ces cas, il s'agit de formes évolutives de cellules vibratiles ordinaires, multiciliées, qu'on peut interpréter de deux façons. Ou bien ce sont des formes régressives desquelles ces unités ciliées disparaissent une à une. Ou bien il s'agit de formes progressives, où les individus ciliés sont en voie de développement. S'il est manifeste que les cellules pauciciliées sont des stades de construction ou de régression de l'appareil cilié, il devient bien plus difficile d'admettre que les cellules uniciliées représentent un état transitoire de l'évolution ou de l'involution de l'élément vibratile ordinaire. Ces cellules en effet, si elles sont des formes transitoires, sont tout au moins des éléments d'une durée relativement très longue; car on les trouve très fréquemment dans certains épithéliums, dont elles sont caractéristiques. Joseph, 1902, ne doute pas que les cellules uniciliées ne soient, par l'intermédiaire des cellules pauciciliées, reliées aux cellules multiciliées ordinaires dont elles seraient le point de départ et la forme primitive. Il a trouvé en effet côte à côte, dans l'épithélium capsulaire du glomérule rénal de la Torpille, les cellules uniciliées et les cellules pauciciliées. Puis, à mesure que l'on se rapproche de la pièce intermédiaire ou collet du tube urinifère, les cellules pauciciliées augmentent de nombre, leurs corpuscules basaux et leurs cils deviennent plus nombreux. Dans le collet même, on trouve des cellules multiciliées, pourvues d'un grand nombre de corpuscules basaux et de longs cils réunis en une touffe (*Schopfzellen*). Il ne lui paraît donc pas douteux que cellules uniciliées, pauciciliées et multiciliées forment les trois étapes d'une série évolutive, de par la multiplication des diplosomes basaux et des cils correspondants.

Or, comme on en pourra juger par la description qui suit, on peut tout aussi bien les considérer comme des cellules flagellées que comme des cellules ciliées. Ces cellules sont connues sous le nom générique de *Centralgeisselzellen* (« cellules à fouet central »); il leur a été imposé par K. W. Zimmermann, 1898, qui les a découvertes dans les pièces intermédiaires des canaux urinifères du Lapin, et dans d'autres objets.

Ces cellules possèdent un système unique de deux granules

colorables, placés l'un au-dessus de l'autre et réunis par un filament extraordinairement fin ou centrodesmose; la parenté de ces granules avec les centrosomes d'un microcentre paraît indubitable, et ils n'en sont peut-être qu'une modification. De ce microcentre bicorpusculaire partent deux filaments. L'un, extérieur (*Aüssenfaden*), s'insère sur le corpuscule superficiel; il plonge dans la cavité du tube urinaire et il figure un cil ou fouet de la cellule. L'autre, interne (*Innenfaden*), s'attache au corpuscule profond et s'enfonce en se dirigeant vers le noyau dans le cytoplasme, où il se perd. L'ensemble forme ce que Zimmermann a nommé fouet central (*Centralgeissel*), c'est-à-dire un fouet, un appareil flagellaire en relation avec le corpuscule central (fig. 73).

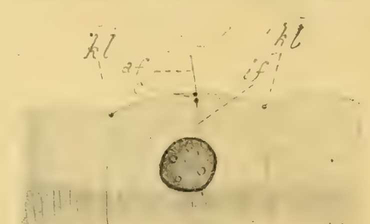


Fig. 73. — *Cellule à fouet central* (Centralgeisselzelle) *du rein du Lapin*. — *c*, corpuscules centraux réunis en un microcentre bicorpusculaire; *af*, filament externe (*Aüssenfaden*); *if*, filament interne (*Innenfaden*); *kl*, coupes du cadre cellulaire (*Kittleiste*). D'après K. W. Zimmermann, un peu modifiée.

Cet appareil centroflagellaire, Zimmermann, 1898, l'a observé dans différents épithéliums glandulaires (épithélium urinaire des Mammifères, épithélium des canaux excréteurs du pancréas, des cryptes glandulaires de l'estomac, vésicule séminale de l'Homme, tubes urinifères du Lapin).

Zimmermann, dans d'autres cellules épithéliales, voisines des *Centralgeisselzellen*, mais nues, figure le diplosome superficiel dont Heidenhain et Cohn, 1896, Ballowitz, 1898, ont prouvé l'existence générale dans les épithéliums et qu'ils ont considéré comme un microcentre (fig. 74). Le rapprochement, l'identification même s'impose entre le diplosome des *Centralgeisselzellen* et celui des cellules épithéliales nues. Enfin, dans les cellules muqueuses caliciformes, qui peuvent se trouver mélangées aux cellules épithéliales vibratiles ou aux *Centralgeisselzellen*, Zimmermann décrit enfoui dans le calice soit un petit diplosome, soit même un appareil centroflagellaire complet avec diplosome, filaments externe et interne. Dans ce travail fondamental, si riche en observations précises, l'auteur émet sur le fonctionnement de l'appareil centro-

flagellaire une hypothèse empreinte d'un mécanisme assez grossier, sur laquelle nous ne pouvons nous étendre.

L'appareil centroflagellaire, découvert par Zimmermann, a été retrouvé par divers auteurs.

Meves le décrit et le figure (1899) dans l'épithélium rénal de la Salamandre.

Gurwitsch, 1900, le retrouve dans l'épithélium du pavillon

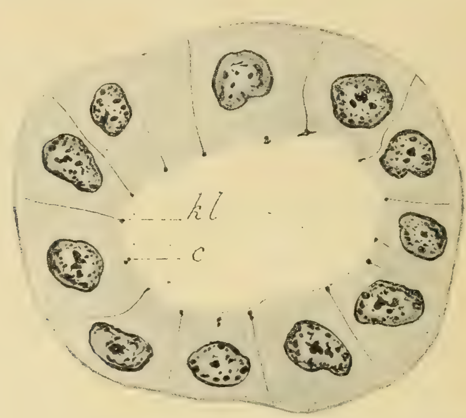


Fig. 74. — *Cellules épithéliales avec microcentre bicorpusculaire des glandes séreuses de la langue du Hérisson.* — *kl*, cadres cellulaires (*Kittleisten*, *Schlussleisten*); *c*, microcentre bicorpusculaire. × 500.

tubaire du Lapin, dans des cellules qui avoisinent d'autres ne possédant que le diplosome superficiel.

Joseph en donne de remarquables représentations dans le rein de la Torpille, de la larve de Salamandre et du Lapin, dans les conduits excréteurs du foie et du pancréas chez la larve de Salamandre, dans le sillon spiral externe du limaçon chez l'embryon de Cobaye. Il n'ajoute d'ailleurs à la description de Zimmermann que quelques détails d'une précision plus grande. Il note que l'axe du diplosome de l'appareil centroflagellaire est souvent oblique sur la surface cellulaire au lieu de lui être perpendiculaire, comme du reste on le sait pour le diplosome nu. En outre du diplosome, le filament externe offre parfois, à l'endroit précis où il se dégage du cytoplasme, un troisième granule très fin déjà figuré par Zimmermann; contrairement à son devancier et, semble-t-il, avec raison, Joseph ne le croit pas d'origine centrosomique. Le diplosome peut

être plus ou moins profondément situé dans la cellule. Cette situation est encore exagérée dans les cellules muqueuses caliciformes. Dans ces cellules, il existe, d'après les observations de Zimmermann, Prenant, 1905, Joseph, Guieysse-Pellissier, 1912, en plein calice, un appareil centroflagellaire complet, dont le filament externe n'émerge pas hors de la surface cellulaire, et dont cependant l'homologie n'est pas douteuse avec l'appareil centroflagellaire ordinaire. Joseph considère les *Centralgeisselzellen* comme très répandues et regarde comme telles toutes les cellules uniciliées. Il pense avec raison que les cellules à diplosome nu sont des *Centralgeisselzellen* dont le fouet est tombé, soit naturellement, soit par accident et à cause de sa grande délicatesse.

L'appareil centroflagellaire en effet ne se présente pas toujours sous sa forme complète, comportant le diplosome, le filament externe et le filament interne. Le diplosome existe bien entendu toujours; mais l'un des deux filaments peut manquer. Ces appareils incomplets établissent des formes de passage entre l'appareil centroflagellaire complet et le diplosome nu des cellules épithéliales ordinaires.

Les spermatides et certaines formes de spermatocytes doivent être rapprochées des *Centralgeisselzellen* épithéliales, sinon leur être homologuées.

Dans les spermatides en effet on retrouve des dispositions qui rappellent celles des *Centralgeisselzellen* épithéliales; mais, en serrant de près la comparaison, on s'aperçoit qu'elle ne peut être maintenue exactement. Le flagelle caudal extracellulaire de la spermatide est bien le représentant de l'*Aüssenfaden*, mais le filament axile intracellullaire de la spermatide n'est pas superposable à l'*Innenfaden*. Car le premier compris entre deux corpuscules centraux ne peut être homologué au second, qui est au delà du corpuscule proximal; il serait plutôt l'équivalent d'une pièce intermédiaire de cil, comprise entre les deux corpuscules centraux, ou d'un vrai rhizoplaste de fouet; mais alors l'*Innenfaden* de la cellule centroflagellaire n'aurait pas de représentant dans la cellule spermatique.

Certains spermatocytes se présentent à leur tour comme des

Centralgeisselzellen, mais incomplètes et privées de filament interne. Ces spermatocytes flagellés ont été décrits par Moore, 1894, chez les Sélaciens; Meves, 1897, 1900, chez plusieurs espèces de Lépidoptères, entre autres *Pygæra bucephala*; Henneguy, 1898, chez deux espèces de Papillons (*Bombyx mori* et *Hyponomeuta*

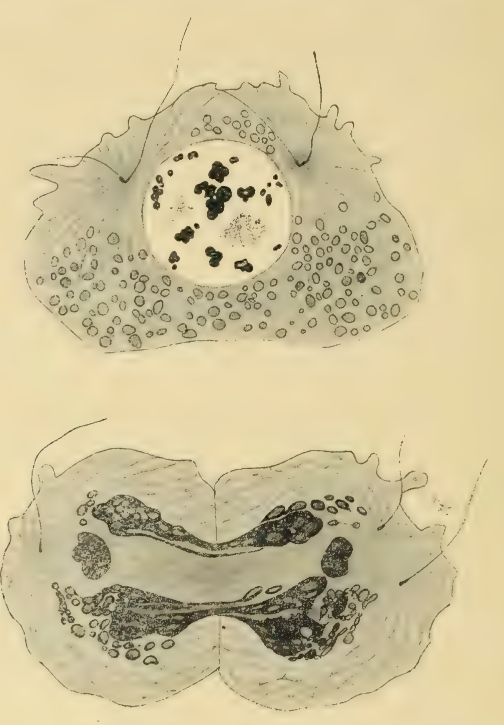


Fig. 75. — *Spermatocytes flagellés de* Pygæra bucephala. — En prophase et en anaphase. Développement précoce de fouets ou filaments axiles sur les corpuscules centraux. D'après Meves.

cognatella). Dans ce cas le filament externe existe seul ou plutôt chaque spermatocyte porte deux filaments externes ou flagellés. Dans les espèces de Papillons observées par Meves, chaque paire de filaments s'insère sur un corpuscule colorable en forme de V dont chaque branche porte un filament à son extrémité (fig. 75). Henneguy, chez d'autres Papillons, n'a trouvé, à la place du V, que deux corpuscules arrondis, indépendants l'un de l'autre (fig. 76).

Une figure de Meves et mieux encore une figure d'Henneguy fig. 76, 3) montrent que les corpuscules dont il s'agit sont bien les

centrosomes, car ils occupent les pôles de la figure de division du spermatocyte. Henneguy a particulièrement bien vu qu'au moment de la division du spermatocyte, chaque groupe de corpuscules avec leurs filaments s'éloigne l'un de l'autre et se porte aux deux pôles opposés de la cellule, pour fonctionner comme centrosomes.

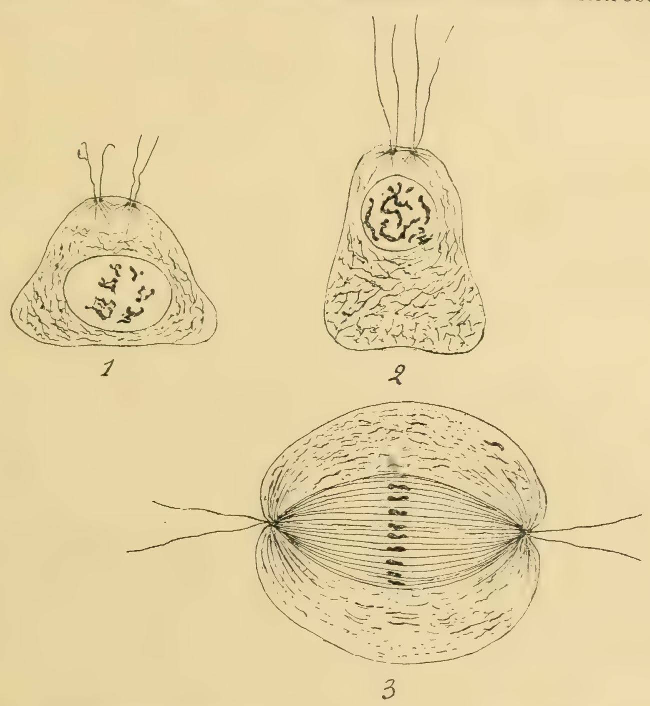


Fig. 76. — *Spermatocytes flagellés de* Bombyx mori. — 1. quatre flagelles disposés par paires et insérés sur autant de corpuscules basaux ; — 2. quatre flagelles insérés par paires sur deux corpuscules basaux ; — 3. les corpuscules basaux sont devenus, dans un spermatocyte en division, les corpuscules centraux de la figure mitotique et portent chacun la paire de flagelles des stades précédents. D'après Henneguy.

Chaque cellule-fille ou spermatocyte de deuxième ordre ne présente plus que deux filaments, et, après la division de ce nouveau spermatocyte, les spermatides n'ont plus chacune qu'un centrosome et un filament qui deviendra le filament axile de la queue du spermatozoïde.

Il convient de rapprocher des *Centralgeisselzellen* un certain nombre de variétés de cellules épithéliales, munies elles aussi d'un unique appendice flagellaire ou ciliaire. Par distinction des

cellules épithéliales ciliées ordinaires, on peut les appeler cellules épithéliales flagellées. Elles ont de commun avec les *Centralgeisselzellen* l'unique appendice qu'elles portent. Mais leur étude cytologique n'est pas encore assez avancée pour qu'on puisse retrouver en elles toutes les particularités du fouet central et par conséquent les superposer aux *Centralgeisselzellen*.

Dans la catégorie des cellules épithéliales flagellées rentrent : les cellules épithéliales qui forment la blastosphère des Echinodermes; les cellules entodermiques des Polypes hydraires; les choanocytes des Eponges; les solénocytes des Polychètes.

Les cellules entodermiques des Polypes hydraires (*Hydra*, par ex.) sont de grands éléments prismatiques qui portent à leur extrémité libre deux longs flagelles. On ne connaît pas les rapports exacts que ces flagelles contractent avec le corps cellulaire (K. C. Schneider).

Les cellules épithéliales qui tapissent la cavité atriale et les corbeilles vibratiles des Eponges rappellent par leur forme les Protozoaires appelés Choanoflagellés; de là le nom de « choanocytes » (cellules à collerette, *Collarcells*) donné à ces éléments. Ce sont (fig. 77) de grandes cellules de forme à peu près conique, dont la partie étroite, tournée vers la cavité, se prolonge en une expansion membraneuse en forme de collerette circulaire ou d'entonnoir; du sommet de la cellule, qui est nu et visqueux, part un grand flagellum. Les matériaux nutritifs et les détritus charriés par l'eau qu'agitent les flagelles viennent se fixer sur la surface nue et gluante des choanocytes. Quelques détails cytologiques et physiologiques ont été fournis sur ces cellules. Les collerettes et les flagelles sont contractiles et rétractiles comme des pseudopodes (Topsent, 1888). La collerette est continue, et non fendue et spathiforme, comme elle l'est chez les Choanoflagellés d'après Franzé, 1897. D'après Bidder, 1895, dans les corbeilles vibratiles de *Sycon*, la collerette contractile n'est pas homogène, mais présente des tigelles cylindriques parallèles et verticales, au nombre d'une trentaine, réunies par une palmature membraneuse. Les relations du flagellum ont été l'objet de l'attention de tous les spongologues. Le fouet se prolonge dans le corps cellulaire jus-

qu'au noyau par un filament de même épaisseur qu'on a considéré comme une racine. D'après Heider, 1886; Vosmaer et Pekelharing, 1893, Bidder et d'autres, le flagelle se met en continuité directe avec le noyau dont il traverse la membrane. Mais Minchin, 1909, chez les Leucosoléniidés, a vu le fouet naître non pas du noyau, mais d'un granule basal appliqué contre le noyau; chez les Clathrinidés, où le noyau occupe une situation franchement basale, c'est manifestement de ce granule situé à la surface de la cellule que part le flagellum. Schneider, 1902 (fig. 31), représente aussi, chez *Sycon raphanus*, le fouet attaché au fond de la collerette à un grain basal superficiel; au delà de ce grain le fouet se prolonge jusqu'au noyau par une racine ou rhizoplaste vrai. C'est aussi la disposition représentée sur la figure 77.

Fig. 77. — *Choanocytes d'une Éponge calcaire,* Sycon raphanus et *Solénocytes de la néphridie de* Glycera convoluta. — A. Choanocytes (figure originale). Les corpuscules basaux en forme de diplocoque sont tantôt situés contre le noyau, tantôt à quelque distance de lui et à la surface de la cellule; dans ce dernier cas on pouvait voir parfois un fin filament radiculaire ou rhizoplaste. L'un des choanocytes présente les bâtonnets de la collerette qui paraissent comme des cils. — B. Solénocytes, d'après Goodrich.

Les cellules flagellées ne seraient pas, d'après Schneider, les seules à être ornées d'une collerette; celle-ci se retrouverait aussi dans les cellules intestinales ciliées, et l'auteur la figure dans celles d'Anodonte (fig. 25), d'Amphioxus (fig. 28) et d'Echinaster (fig. 30). Aucun auteur, à ma connaissance, n'a confirmé ce détail qui m'a aussi échappé.

On a décrit sous le nom de solénocytes (de σωλήν, pipe) certaines cellules du néphridium de *Glycera* et d'autres Polychètes, qui sont situées par paires à la surface du néphridium chez *Glycera*, disposées en rangées chez *Nephthys.* Elles portent un tube en cornet duquel s'échappe un flagellum (Goodrich, 1893, 1897, 1898) (fig. 77).

Il ne faut pas confondre ces diverses cellules flagellées, dont le flagelle n'est pas directement décomposable en filaments plus fins,

avec les éléments décrits sous le nom de *Haarzellen* que nous retrouverons plus tard, et dont le fouet ou poil unique n'est en réalité qu'un faisceau de cils plus ou moins intimement confondus.

Toutes les variétés de cellules, y compris les *Centralgeisselzellen*, qui viennent d'être passées en revue, établissent une transition évidente entre les cellules ciliées et les cellules flagellées, et il est indifférent de qualifier de cil ou de flagellum l'appendice dont elles sont ornées.

2° *Affinités des flagelles et des pseudopodes.*

La parenté étroite sinon l'identité des cils et des flagelles étant admise, il reste, pour établir la phylogénèse des cils, à se demander si les flagelles à leur tour sont des formations *sui generis*, des appendices spéciaux de la cellule, ou bien tout au contraire s'ils doivent être considérés comme dérivés de quelque partie modifiée du corps protoplasmique, par exemple s'ils ne sont pas des pseudopodes transformés.

Or, il y a, en premier lieu, entre les pseudopodes et les flagellums, entre les Amibes et les Flagellates, des organes de mouvement et des espèces intermédiaires qui établissent un passage entre les formes extrêmes.

Dans l'évolution habituelle de certains êtres se succèdent régulièrement des formes flagellées et des formes amiboïdes. C'est ce qu'ont établi, entre autres, les recherches classiques de de Bary, 1859, sur les Myxomycètes; celles de R. Hertwig, 1874, sur *Microgromia*; celles de Schaudinn, 1896; Wasielewski et Hirschfeld, 1910, Whitmore, 1911, Alexeieff, 1912, pour les Amœbiens, et bien d'autres encore. Chez les Myxomycètes, aux zoospores flagellées font suite des êtres amiboïdes ou myxamibes. Chez *Microgromia*, les germes amiboïdes émettent au bout d'un certain temps deux pseudopodes filiformes qui se transforment en fouets, tandis que le corps s'arrondit par suite du retrait de tous les autres prolongements. Les recherches de Schaudinn sur *Paramœba Eilhardi* et celles des auteurs précités sur d'autres Amœbiens établissent que d'un kyste naissent des zoospores ou formes flagellées, semblables à des

Cryptomonas. Phylogénétiquement on peut considérer, avec Dangeard, 1910, et d'autres auteurs, les Flagellates comme dérivés d'Amœbiens qui auraient transformé leurs pseudopodes en fouets.

De plus il y a de nombreuses formes de Protozoaires chez lesquelles on peut trouver simultanément des pseudopodes et un ou plusieurs flagelles. C'est le cas pour le genre *Cercomonas*, dont l'extrémité antérieure porte un long flagelle, tandis que l'extrémité postérieure prolongée en une queue peut former plusieurs pseudopodes. C'est surtout le cas pour le groupe des Mastigamœbiens (*Rhizomastigina* Bütschli); dans ce groupe le g. *Mastigamœba* offre de nombreuses expansions digitiformes, des prolongements sétacés et un flagelle; dans le g. *Mastigina* le surface du corps est hérissée de soies, et un long fouet part de l'extrémité antérieure; le g. *Mastigella* comprend des formes très amiboïdes et pourvues d'un ou plusieurs fouets. Lauterborn, 1899, a constaté qu'un Flagellate, le *Traumatonema*, peut, tout en conservant ses flagelles, former des pseudopodes. Un certain nombre d'organismes sont capables de produire alternativement et au même endroit flagelles et pseudopodes; tels les germes amiboïdes des Myxomycètes, le *Dimorpha*. Chez cette dernière forme, Blochmann, 1894, et Schouteden, 1907, ont décrit deux flagelles et des pseudopodes qui ont la même insertion sur le *Centralkorn* du noyau et que Blochmann a regardés comme parfaitement équivalents. Les *Vampyrella* possèdent (Hoogenraad, 1907) deux sortes de prolongements pseudopodiques, des lobopodes et les filipodes; ces derniers offrent eux-mêmes deux variétés : il y a de longs pseudopodes aigus, peu nombreux, et une garniture serrée de pseudopodes ciliformes.

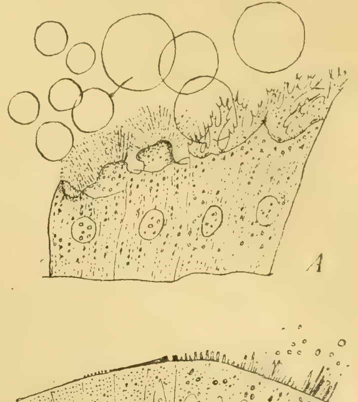
De nombreux observateurs affirment avoir assisté à la transformation des pseudopodes en fouets (Perty, 1852, sur *Cryptomonas polymorpha*; de Bary, 1859, sur les zoospores des Myxomycètes; Haeckel, 1870, sur *Magosphæra planula*; le même, 1869, 1872, sur les cellules superficielles de la morula des Siphonophores et des Eponges calcaires; Cienkowski, 1876, sur divers Rhizopodes; Strasburger, 1876, sur les zoospores de *Vaucheria*; R. Hertwig, 1874, sur *Microgromia socialis* et divers Monothalamidés; R. Hertwig et Lesser, 1874, chez des Rhizopodes, notamment *Clathrulina*

elegans; Henneguy, 1897, sur un organisme indéterminé; Dangeard, 1899 chez diverses espèces). D'après R. Hertwig, le fouet de *Microgromia* se formerait à la façon d'un pseudopode comme un petit prolongement conique, qui tout à coup s'allongerait en un fouet. Selon Strasburger, la formation des cils dans les zoospores de *Vaucheria* rappelle absolument celle des pseudopodes. Zacharias, 1885, en soumettant à l'action d'une solution de phosphate de soude des spermatozoïdes de *Polyphemus pediculus* et des cellules intestinales de *Stenostomum leucops*, a constaté la formation de prolongements qui par leur aspect étaient intermédiaires entre les pseudopodes et les cils; les spermatozoïdes, après avoir poussé des expansions pseudopodiques, se transformaient en une sphère couverte de prolongements ciliformes; les cellules épithéliales émettaient les prolongements qui battaient comme des cils. Il en conclut que les pseudopodes et les cils ne sont pas deux productions cellulaires fondamentalement différentes, et aussi que les Flagellates dérivent phylogénétiquement des Amœbiens.

De multiples observations faites sur l'épithélium intestinal des Métazoaires tendraient à accorder aux cellules de cet épithélium la capacité d'effectuer des mouvements amiboïdes, et à leurs cils la faculté de se comporter comme des pseudopodes et d'être protractiles et rétractiles. Mais, comme le remarque avec raison Erhard, 1910, ces observations sont pour la plupart sujettes à caution et prêtent toutes le flanc à la critique. Je sais, par expérience personnelle, combien par exemple est fantaisiste le dessin de Sommer (fig. 78, A) pour les cellules intestinales de la Douve du foie. Les faits dont il s'agit ici émanent de Metschnikoff (Cœlentérés); de Sommer (Hirudinées, Trématodes); de Greenwood, 1892, de Gurwitsch, 1900, de Du Plessis (Turbellariés, Lombriciens); de v. Thanhoffer, 1873, 1885; Landois, 1881; Wiedersheim, 1883; Wiemer, 1884; Zawarykin, 1883; R. Heidenhain, 1888; Nicolas, 1890; K. W. Zimmermann, 1898, Flemming, Wolff, Gurwitsch, 1904, pour les Vertébrés. Greenwood et Gurwitsch prétendent que dans l'épithélium intestinal du Lombric les cils sont rétractiles et qu'après leur rétraction la cellule intestinale n'est plus revêtue que par le plateau cuticulaire. D'après d'anciennes observations de v. Thanhoffer, la

cellule intestinale émettrait, au moment de l'absorption, de fins prolongements pseudopodiques susceptibles de s'allonger et de se rétracter, grâce auxquels la cellule capturerait les gouttes de graisse comme les Amibes le font de leur proie (fig. 78, B).

Wiederheim chez *Spelerpes* a vu qu'à l'état frais il existe, parmi les cellules vibratiles, qui sont assez nombreuses, des éléments épithéliaux à plateau. Mais on ne voyait rien de ce dernier; la surface libre de la cellule n'était pas nettement délimitée; elle était irrégulièrement lobée, déchiquetée et comme décomposée en poils vibratiles épais.



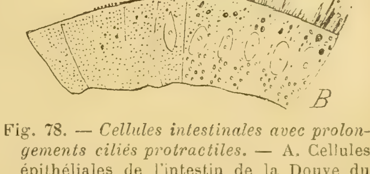


Fig. 78. — *Cellules intestinales avec prolongements ciliés protractiles.* — A. Cellules épithéliales de l'intestin de la Douve du foie, dont les prolongements pseudopodiques sont en train d'absorber des globules du sang et des gouttelettes de chyle, d'après Sommer. — B. Cellules épithéliales de l'intestin d'un Vertébré, en voie d'absorption de graisse, d'après v. Thanhoffer (emprunté à Verworn).

Zawarykin avait constaté que le plateau cuticulaire peut se désagréger en bâtonnets qui s'écartent les uns des autres et ressemblent à des cils.

Les faits analogues décrits par R. Heidenhain sont classiques. Les cellules épithéliales de l'intestin, écrit-il, sont capables de changer activement leur forme, d'émettre des prolongements de longueur et d'épaisseur diverses et de séparer la partie qui porte ces prolongements. Ceux-ci ont d'habitude la forme de bâtonnets assez courts, mais ils peuvent devenir de longs cils.

Zimmermann, sur le gros intestin de l'Homme, a décrit de fins filaments, flexibles et ciliformes, qui se dressent sur la cellule. Ils étaient en nombre très variable et pouvaient même manquer. Il ne s'agissait nullement des bâtonnets du plateau, comme R. Heidenhain et d'autres avant lui l'ont admis, mais de productions tout à fait indépendantes de ces derniers. Il croit à l'issue de fins pseudopodes produits par le plasma cellulaire, et traversant le plateau. Il ne peut affirmer cependant qu'il s'agisse là d'un phénomène

véritable de mouvement amiboïde et que ces aspects observés sur les cellules fixées ne soient pas dus à l'action des réactifs.

Gurwitsch, 1904, fait observer qu'il est impossible d'établir une relation entre la formation de ces appendices pseudopodiques et la structure filamenteuse des cellules intestinales telle que l'a décrite M. Heidenhain chez les Amphibiens. On ne peut attribuer en quelque sorte la production de ces appendices à la projection de parties du mitome cytoplasmique. Car ils en sont séparés par une bande de protoplasma homogène, acidophile, anisotrope, sous-jacente au plateau; c'est de cette bande que sortent et c'est en elle que rentrent les bâtonnets pseudopodiques; d'après Gurwitsch, cette bande ne serait douée de biréfringence que quand les cils pseudopodiques sont sortis; elle la perdrait quand ils sont rétractés.

Beaucoup d'auteurs qui ont étudié attentivement la muqueuse intestinale, à l'état vivant et après fixation, n'ont pas réussi à voir le mouvement amboïde des cellules épithéliales ni même à déceler la trace de leurs pseudopodes. Ainsi Paneth, 1888, dans son consciencieux travail, en nie tout à fait l'existence. Mais si de vrais pseudopodes émis par le corps cellulaire n'existent pas, indépendamment de cils, il est très vraisemblable au contraire que ces cils sont susceptibles de se modifier beaucoup, de s'allonger et de se raccourcir suivant les conditions physiologiques auxquelles ils sont soumis, accomplissant ainsi des mouvements analogues à ceux des pseudopodes. Les observations de R. Heidenhain sont à cet égard classiques. Récemment Holz, 1909, a observé que les cils s'allongent et plongent véritablement dans les substances à absorber. Champy, 1911, plus récemment encore, a fait une observation analogue; il a vu les cils de la cellule intestinale de la Grenouille se mobiliser, s'allonger et pénétrer comme de vrais pseudopodes dans les corps qui étaient à leur contact (morceau de blanc d'œuf, par exemple). Peut-être ne s'agit-il pas là d'un véritable amiboïsme fonctionnel des cils, ayant pour l'absorption intestinale une signification physiologique précise. Il s'agit, ce me semble, plutôt d'une action de contact banale, d'un phénomène de thygmotactisme, produit par le corps étranger, et dont nous trouverons plus tard (chap. VII) des exemples démonstratifs.

Inversement le fouet peut se rétracter dans le corps cellulaire et disparaître ou se transformer en pseudopode. D'après Clark, 1868, la pointe du fouet de *Codosiga pulcherrima* se gonfle, le fouet se raccourcit et peu à peu disparaît. Hæckel, 1872, a vu chez les Éponges calcaires qu'après un long arrêt du mouvement des fouets, ce mouvement devient amiboïde; il a observé (1870) le même phénomène chez *Magosphæra planula*. Dallinger et Drysdale, 1873-75, ont constaté chez *Polytoma* le retrait du fouet. O. Schmidt, 1877, a fait la même constatation sur les larves d'*Ascetta* quand elles se fixent. D'après Strasburger, 1876, les cils de *Vaucheria* se rétractent comme ils se forment; il se produit d'abord à la pointe du cil un nodule, qui grossit et finalement est absorbé dans l'ectoplasme; le retrait du cil est précédé de l'arrêt de son mouvement (Strasburger, 1892). Strasburger, 1900, a retrouvé le même phénomène avec une allure un peu différente chez *Hæmatococcus*. R. Hertwig, 1874, assure que chez beaucoup de Monothalamidés le retrait des pseudopodes ne se fait pas autrement qu'on le verrait pour des fouets et que les deux sortes d'organes se distinguent à peine. Leur rétraction se fait avec autant de promptitude et d'énergie que le mouvement d'un fouet.

Hertwig et Lesser, 1874, chez des Rhizopodes; Berthold, 1881, chez des Phéosporées; Fisch, 1885; Seligo, 1887, chez des Flagellates; Plenge, 1898-1901, chez des zoospores de Myxomycètes et des Flagellates; Rothert, 1894, sur des zoospores de Phycomycètes; Florentin, 1899, sur un Podostome, ont observé aussi les rétractions des fouets.

Le retrait des flagelles est précédé, d'après Fischer, 1894, par l'enroulement du fouet en anneau et se produit par gonflement et contraction des flagelles. Cet enroulement, Rothert, 1894, l'a observé aussi sur les zoospores de Myxomycètes, ainsi que Goldschmidt, 1907, sur *Mastigella vitrea*; Lauterborn, 1908, l'a constaté sur des pseudopodes de certains Rhizopodes (*Amphitrema*).

On a d'ailleurs voulu fonder sur la rétractilité et sur la disparition possible du fouet des distinctions spécifiques. C'est ainsi qu'on a décrit comme distincts les genres *Podostoma* et *Mastigamœba*, le premier pourvu de pseudopodes et d'un fouet rétractile dans le

corps, le second muni d'un fouet permanent. Mais on s'est demandé si les deux genres ont droit à l'existence, si la seule distinction fondée sur la rétractilité du flagellum chez l'un, la permanence chez l'autre n'était pas illusoire, et si le fouet de *Mastigamœba* n'était pas un pseudopode temporaire comme celui de *Podostoma* (Florentin, 1899). En fait on a cru constater que chez *Mastigamœba* le fouet disparaît et rentre dans le corps lors des mouvements pseudopodiques de l'animal, et qu'il s'en forme un nouveau; mais Moroff, 1904, affirme que le fouet n'a fait en réalité que se déplacer, son lieu d'insertion glissant dans le cytoplasme.

Il y a du reste des observatious de fouet bien caractérisé et cependant rétractile comme un simple pseudopode. Fischer, 1894, a décrit, lors de l'asphyxie des Euglénoïdes, des rétractions et protractions successives du fouet, que Steuer, 1904, a revues. D'après Steuer, le fouet se gonfle à son extrémité libre en une petite vésicule, qui s'évanouit ensuite; il s'en produit une autre à la base du fouet; les deux vésicules se confondent en une seule, qui finit par être résorbée.

En faveur du passage des pseudopodes (et surtout des pseudopodes filiformes ou filipodes) aux flagelles, on peut faire valoir les ressemblances dans l'habitus général de ces deux sortes d'appendices et les analogies que présente souvent leur mouvement. De l'avis de Pütter, 1904, les différences, qui séparent les mouvements lents des pseudopodes des amibes et des leucocytes de ceux des cils et des flagelles, sont comblées par une foule d'intermédiaires. Gurwitsch, 1904, croit de même à l'existence d'une série ininterrompue de formes de repos et de mouvement entre les pseudopodes et les cils. Schuberg, 1905, s'est rallié à cette opinion. Il faudrait citer à l'appui de nombreux faits. Bütschli, 1878, a observé des mouvements de pendule des pseudopodes chez *Amœba radiosa*. Schaudinn, 1894, 1897, a décrit deux espèces de Rhizopodes, le *Camptonema mutans* et le *Trichosphærium Sieboldi*, dont les pseudopodes, pourvus d'un axe de soutien, se dressent librement dans le milieu, sans ramper sur le support, comme le font les autres pseudopodes; ils exécutent des mouvements pendulaires qui consistent en extension et flexion alternatives, et dont le cycle

comprend une phase d'expansion plus longue et une phase de contraction plus courte. Cl. Hamburger, 1906, a fait une observation analogue chez une *Artemia salina.* R. Hertwig, 1877, a observé chez un Rhizopode (*Sticholonche zanklea*) des pseudopodes terminés par une pointe raide et aiguë, disposés en une rangée; leurs mouvements sont subits et synchrones comme ceux des cils d'une cellule et « font l'effet d'un rang de lances s'enfonçant en terre. »

Il existe, chez les Grégarines monocystidées, un feutrage de poils qui couvre le corps d'une toison velue (Stein, Lieberkühn et récemment Hesse, 1909). Certaines présentent à l'extrémité postérieure un bouquet de filaments que Ruschhaupt, 1885, Cuénot, 1901, Hesse, 1909, entre autres, ont successivement décrit. Ces poils et ces filaments sont peut-être des expansions intermédiaires entre les pseudopodes et les cils, bien qu'on en ait donné d'autres explications. D'après Kunstler et Gruvel, 1898, les pseudopodes digitiformes, plus ou moins rigides et plus ou moins fixes dans leur position, de leur *Dumontia opheliarum*, participent à la fois des caractères du pseudopode et du flagelle. Le « tentacule » des Noctiluques et ceux des Acinètes ou Suceurs (*Suctoria*) ont des mouvements qui tiennent de celui d'un fouet et d'un pseudopode. Le tentacule ou flagelle rubané des Noctiluques est large et aplati, creusé en gouttière sur une de ses faces; il peut s'étendre et s'infléchir, exécutant des mouvements dont le nombre ne dépasse pas 5 par minute (Vignal, 1878). Les Acinètes possèdent des tentacules revêtus par un prolongement de la cuticule du corps et creusés d'un canal qui contient un liquide. Outre que ces tentacules au contact d'un corps étranger se contractent et rentrent dans le corps, ils peuvent exécuter des mouvements dans tous les sens (Zenker, 1866; Plate, 1889; Bütschli, 1889). D'après les citations de B. Collin, 1912, le tentacule des Acinètiens a été tour à tour homologué : aux pseudopodes des Radiolaires et des Héliozoaires, par divers auteurs et notamment par Maupas, 1881, et par Sand, 1901; aux cils des Ciliés par Hickson, 1903; il a été considéré par plusieurs comme un organe spécial, propre aux Acinètiens; il a été regardé enfin par Bütschli, 1889, et par Collin lui-même comme le représentant de la bouche des Ciliés.

En somme, entre le pseudopode, de forme massive (lobopode), de consistance molle (myxopode), qui se meut lentement sur le support et dont le déplacement n'est pas directement perceptible, et le flagelle et le cil même dont les battements peuvent s'élever au nombre de 12 et plus par seconde, il y a tous les intermédiaires. Ils sont représentés par des pseudopodes filiformes (filipodes). De ceux-ci les formes les plus inférieures (*Hyalopus*) sont des pseudopodes filamenteux et hyalins, sans consistance, qui se meuvent en coulant sur le support. Chez des Héliozoaires et certains Rhizopodes (*Camptonema*), ces filipodes méritent le nom d'axopodes parce qu'ils contiennent un axe résistant et élastique, grâce auquel ils peuvent se projeter librement dans le milieu et exécuter des mouvements pendulaires, rythmiques et spontanés.

Mieux encore que l'analogie des formes extérieures et que celle des mouvements, la similitude de la structure pourrait rapprocher les fouets et même les cils des pseudopodes. Beaucoup d'auteurs n'ont pas trouvé aux fouets une structure différente de celle du protoplasma ordinaire et particulièrement de l'ectoplasme qui forme les pseudopodes (Bütschli, 1889; Klebs, 1893; O. Hertwig, 1894; Dangeard, 1899). Même les structures particulières et notamment la structure axiale, c'est-à-dire la différenciation d'un filament axile, sont communes aux fouets et à certains pseudopodes dits axopodes (voir t. XLIX, n° 1, p. 98; Pütter, 1904; Gurwitsch, 1904).

Les multiples raisons que nous venons de faire valoir autorisent, en résumé, des conclusions dans le genre de celle-ci : « Les fouets se sont développés aux dépens de fins prolongements protoplasmiques qui sont devenus spécialement contractiles, et ont ainsi acquis une constitution un peu différente de celle du protoplasme » (O. Hertwig, 1893).

Ainsi donc, les fouets ne paraissent être que des pseudopodes transformés; les cils ne diffèrent pas essentiellement des fouets. Pseudopodes, fouets et cils ne sont que trois formes différentes des prolongements mobiles du corps, qu'on peut considérer, un peu hypothétiquement il est vrai, comme phylogéniquement successives.

II. — Développement des fouets et des cils.

Ce qu'on sait du développement des fouets est très simple. Le fouet naît à partir de son corps basal ou blépharoplaste soit simplement sous l'influence, soit même aux dépens de la propre substance de ce blépharoplaste. Il en est ainsi pour le fouet des Flagellates et pour le filament caudal extracellulaire des spermatozoïdes, auquel le microcentre et particulièrement le corpuscule distal de ce microcentre servent de blépharoplaste. C'est également sans doute sous l'influence ou même aux dépens de la substance du blépharoplaste, et du microcentre qui lui équivaut dans les spermatides, que se forment le rhizoplaste des Flagellates et son homologue le filament caudal intracellulaire des spermatozoïdes. Nous ne faisons ici que remettre en mémoire les données qui ont été exposées en détail au chapitre III et qu'on peut considérer comme acquises. Il en est sans doute de même pour les *Centralgeisselzellen* dont le microcentre formerait d'une part le filament externe, d'autre part le filament interne. Le *Centralgeissel* représentant en somme l'unité ciliaire, il suffirait de multiplier le processus pour se faire une idée théorique satisfaisante de la genèse de l'appareil vibratile tout entier, par production répétée de chaque filament externe ou cil et de chaque filament interne ou racine ciliaire, aux dépens du corpuscule basal ou de la paroi corpusculaire correspondante.

En réalité on ne connaît pas beaucoup plus du développement des cils que ce que nous venons de supposer. La genèse de l'appareil cilié est une question très difficile qui n'a été abordée que par quelques auteurs et dont l'étude n'a pas donné de résultats décisifs. Plusieurs circonstances concourent à rendre la solution de la question très précaire. La principale est qu'il est impossible, comme si souvent en cytologie et en cytogenèse, en présence de certaines formes cellulaires, de donner un sens à la flèche suivant laquelle elles évoluent, et de savoir si l'on a affaire à des formes progressives ou régressives.

Les quelques études qu'on possède sur la genèse de l'appareil cilié peuvent être partagées en deux catégories. Les unes, comme

celles de Gurwitsch, se proposent de nous renseigner sur la formation de l'appareil vibratile tout entier. Les autres, telles que celles de Benda, ne prétendent qu'à éclaircir la question de l'origine des corpuscules basaux.

Eichhorst, 1875, est un des premiers auteurs qui ait donné quelques indications sur le développement des cils; elles portent sur l'épendyme de l'homme. D'après cet auteur, il se détache de l'extrémité apicale de la cellule épendymaire une sole large et brillante qui correspond au plateau cellulaire, plus la limitante

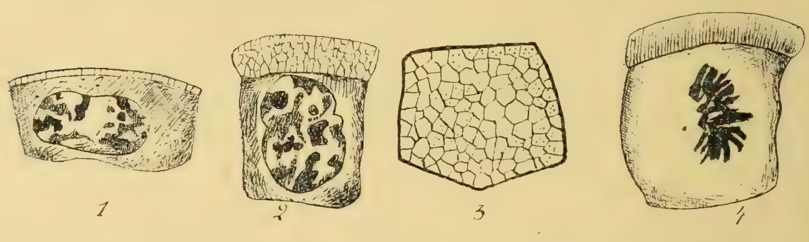


Fig. 79. — *Développement des cils vibratiles chez les Amphibiens*, d'après Gurwitsch. — 1. Cellule épithéliale du pharynx d'une larve de Bufo, longueur 1 cm. 5; plateau formé d'un seul rang d'alvéoles verticaux. — 2. Cellule épithéliale du pharynx d'une larve de Salamandre, longueur 2 cm.; plateau formé de plusieurs rangées d'alvéoles superposées. — 3. Cellule épithéliale du pharynx d'une larve de Salamandre, longueur 2 cm. 5. Vue de face; réseau formé par les alvéoles du plateau; dans les mailles du réseau, les extrémités des cils. — 4. Même objet. Cils formés, encore recouverts par la cuticule; pas encore de corpuscules basaux.

interne; après quelque temps cette sole se strie et prend l'aspec du plateau des cellules intestinales; finalement les cils sortent des pores du plateau et s'accroissent.

Les principaux travaux qui ont paru sur l'histogenèse des cellules ciliées sont ceux de Gurwitsch, 1900, 1900, 1901.

Il distingue deux types de développement.

L'un est représenté par l'épithélium du pharynx de la larve des Amphibiens (fig. 79). La face libre des cellules épithéliales est d'abord revêtue par une croûte mince (*crusta* de Fr.-E. Schulze), qui s'épaissit plus tard et devient une rangée d'alvéoles verticaux et prismatiques (1); en s'épaississant encore cette croûte acquiert plusieurs rangs d'alvéoles superposés (2,3); puis la structure alvéolaire s'efface et s'embrouille en une trame finement feutrée. C'est alors seulement que paraissent les cils; on les aperçoit sur les vues de face de la cellule comme autant de points dans les mailles des alvéoles (fig. 79,

3; travail de 1900, fig. 3). Dans le travail de 1901 la description est tout autre : « Par un processus de transformation du réseau alvéolaire très dense et délicat, naissent peu à peu des cils individualisés, qui par leur disposition feutrée irrégulière et par leur contour sinueux laissent nettement reconnaître leur origine aux dépens de la trame alvéolaire ». Ainsi, en face de ces deux descriptions contradictoires, on ne sait si les cils se forment indépendamment des parois de la couche alvéolaire superficielle ou par transformation de ces parois. Quoi qu'il en soit, les cils déjà complètement formés (fig. 79, 4) sont encore recouverts par une membrane superficielle et pour cette raison privés de mouvement. Ils n'offrent pas de corpuscules basaux, bien que ceux-ci passent pour la partie primordiale de l'appareil vibratile, celle de laquelle les parties prennent naissance. Ce n'est que sur les cellules dont les cils vibraient déjà, qu'on reconnaissait sur le vivant les corpuscules basaux en raison de leur réfringence (travail de 1900). Dans le mémoire de 1901 sont représentées deux cellules (fig. 21, *b* et *f*), dont la première, portant des cils encore fins, est munie d'un diplosome et dont la seconde, possédant des cils tout à fait différenciés, présente une rangée complète de corpuscules basaux. De ses observations Gurwitsch tire deux conséquences histogéniques. C'est d'abord qu'une relation existe entre la différenciation de la couche superficielle de la cellule et la formation de l'appareil vibratile; la première conditionne la seconde. En second lieu, les cils sont, dans l'appareil vibratile, la première formation en date; les corpuscules basaux ne paraissent qu'ensuite, sans doute par différenciation spontanée à la base des cils; la naissance des cils est donc indépendante des corpuscules basaux.

Le second type de développement de l'appareil cilié est fourni par l'épithélium tubaire du Lapin, l'épithélium du pharyngo-œsophage de la larve du Crapaud, l'épithélium intestinal du Lombric. Dans le premier objet Gurwitsch, 1900, figure des cellules à plateau hyalin, dont les unes contiennent un diplosome, d'autres un diplosome cilié, d'autres une rangée de corpuscules basaux sans cils, d'autres enfin une rangée de corpuscules basaux et des cils (fig. 1-4). En réalité il ne nous fait assister à aucun passage entre ces

formes cellulaires et déclare, sans préambule, qu'à un moment donné le plateau cellulaire est devenu alvéolaire et que les corpuscules basaux sont à présent situés dans les points nodaux des alvéoles. C'est pour conclure à la différenciation sur place de ces corpuscules basaux. Quant à la genèse des cils, il se borne à dire que les corpuscules basaux les produisent.

Les cellules du pharyngo-œsophage chez la larve de Crapaud sont limitées au début par un liséré clair, dont les alvéoles ont une direction verticale. Dans les parois de ces alvéoles et plus exactement dans leurs points nodaux apparaissent des épaississements colorables par l'hématoxyline ferrique, qui sont la première ébauche des corpuscules basaux. Ces corpuscules sont d'abord peu nombreux; puis leur nombre augmente à mesure que se forment de nouveaux points nodaux. Ce n'est qu'ensuite que les cils paraissent sur ces corpuscules, mais avant que le nombre définitif de ces derniers soit atteint (1901, fig. 7-9).

Sur le troisième objet (épithélium intestinal du Lombric) (fig. 10-15), Gurwitsch représente, comme point de départ, des cellules ciliées avec plateau formé de bâtonnets et une rangée de corpuscules basaux (fig. 10). Une autre forme cellulaire est une cellule ciliée où les cils sont encore aussi nombreux, mais où les bâtonnets du plateau sont atrophiés (fig. 12). Dans la figure 13 on voit une cellule dont les bâtonnets ont à peu près disparu; les cils et les corpuscules basaux sont devenus très rares. Il n'y a plus dans la cellule (fig. 14) que quelques corpuscules basaux et une bordure ciliée très basse et insignifiante. Dans la figure 15, enfin, il ne reste plus rien de l'appareil vibratile. L'ordre dans lequel l'auteur décrit ces images est celui d'un ordre régressif. Cependant Gurwitsch suppose qu'il peut s'agir aussi d'un développement commençant avec la figure 15 pour se terminer par la figure 10. En somme ce qui caractérise le second type de développement et le distingue du premier, c'est que les corpuscules basaux précèdent les cils, qui paraissent en être des expansions.

De toutes ses observations Gurwitsch tire cette conclusion générale, commune aux deux types histogéniques qu'il a observés. Ce qui se développe d'abord, c'est une bande hyaline, différenciée dans le

cytoplasme superficiel, qui contient implicitement le matériel des cils vibratiles et des corpuscules basaux. « La délimitation morphologique précoce d'une couche plasmatique spécifique — matériel de tout l'appareil vibratile — est donc un point cardinal dans l'histogenèse. »

Heidenhain, 1899 et 1911, dans les conduits hépatiques d'*Helix*, n'a pas trouvé de plateau cellulaire différencié au début, mais seulement une membrane limitante sur laquelle sont implantés les corpuscules basaux ; ces derniers peuvent être différenciés sur place dans cette membrane. Studnicka, 1900, admet aussi que les cils prennent naissance sans qu'il se forme de plateau à la surface de la cellule.

Les observations de Wallengren, 1905, et celles d'Erhard, 1910, sont contraires à celles de Gurwitsch. Elles établissent que les corpuscules basaux précèdent les cils et que c'est seulement après l'apparition de ces corpuscules que se forment à partir d'eux les pièces intermédiaires et les cils d'une part, les racines ciliaires d'autre part.

D'après les recherches de Wallengren sur l'épithélium intestinal de l'Anodonte, il se fait après la division des cellules épithéliales une régénération de l'appareil vibratile qui avait disparu pendant la division. Ce sont les corpuscules basaux qui apparaissent d'abord, indépendamment des centrosomes; ils se forment comme des épaississements de la bande cellulaire périphérique; puis les racines ciliaires se différencient dans le cytoplasme, quelquefois même avant l'apparition des corpuscules basaux. La différenciation des racines se produit d'emblée sur toute leur longueur; ou bien elle procède à partir des corpuscules basaux; ou bien débutant dans la profondeur de la cellule elle progresse vers la surface. Les cils se forment en dernier lieu; ils poussent sur les corpuscules basaux et traversent ensuite la cuticule.

Benda, 1900, et d'autres auteurs ont fait sur la genèse des corpuscules basaux d'importantes observations, dont le détail trouvera mieux sa place à propos de la signification morphologique de ces corpuscules comparés à des corpuscules centraux. Qu'il suffise pour le moment d'indiquer le résultat essentiel de ces observations.

D'après Benda et d'autres, les corpuscules basaux dériveraient du diplosome qui représente dans la cellule non encore ciliée le microcentre; ils seraient dus à la division, à l'essaimage de ce diplosome, dont les corpuscules descendants viendraient se ranger à la surface de la future cellule vibratile, pour y former les corpuscules basaux.

III. — Signification morphologique des fouets et des cils et de leurs parties constitutives.

La recherche de la valeur morphologique des organes constitutifs des appareils flagellaire et ciliaire est fondée sur la comparaison de ces organes avec des organes fondamentaux de toute cellule. Elle s'autorise de ce principe fécond et qui s'impose en histologie : c'est que les diverses parties dont se compose un appareil cellulaire différencié et adapté à une fonction spéciale, tel que l'appareil cilié, ne sont, si particulières qu'elles paraissent dès l'abord, que des organes cellulaires fondamentaux, remaniés et autrement employés.

1° *Fouets et cils proprement dits.*

L'étude du développement ontogénique des fouets et des cils ne nous a presque rien appris sur leur signification, sinon qu'ils sont des expansions plasmiques tout à fait spéciales de la cellule et que, dans la plupart des cas, ils se développent après que les grains basaux (blépharoplastes ou corpuscules basaux) sont apparus, et qu'ils se forment sous l'influence et sans doute aussi aux dépens de ces derniers. Une sorte d'enquête phylogénique nous a montré que les cils et les fouets peuvent être considérés comme des pseudopodes transformés, et que le mouvement ciliaire ou flagellaire peut être considéré comme une variété de mouvement amiboïde.

2° *Blépharoplastes et corpuscules basaux.*

On dispose, pour établir la signification morphologique des blépharoplastes et des corpuscules basaux, de documents bien autre-

ment importants. La question doit être examinée séparément pour les grains basaux ou blépharoplastes des fouets et pour les corpuscules basaux des cils. Car si la valeur morphologique des premiers n'est pas discutable, celle des seconds demeure encore un sujet de litige.

A. *Blépharoplastes des fouets.* — Il n'est pas douteux que les grains basaux ou blépharoplastes des fouets ne représentent les corpuscules centraux de la cellule, adaptés à une autre fonction cinétique que celle d'organes directeurs de la division cellulaire.

Dans tous les développements, en effet, de cellules flagellées, qui ont été l'objet d'un examen méthodique, on a vu le ou les corpuscules centraux plus ou moins modifiés se placer à la surface de la cellule, le flagelle se développer à partir de ces corpuscules centraux qui se comportent comme des blépharoplastes, en influençant la formation du flagelle ou même en y contribuant directement par leur substance; le flagelle une fois constitué, les corpuscules centraux actionnent le mouvement flagellaire ou, du moins, jouent dans ce mouvement un rôle quelconque, mais non négligeable. Il en est ainsi pour les Flagellates, où l'on voit les flagelles se développer à partir des corpuscules centraux encore placés aux pôles de la figure de division. Il en est de même pour les *Centralgeisselzellen*; le diplosome dont le corpuscule superficiel porte le flagelle externe est manifestement le même que celui des cellules flagellées et nues, et celui-ci est considéré classiquement comme le représentant du microcentre dans les cellules épithéliales. La genèse des fouets dans les zoospores et surtout dans les spermatozoïdes végétaux nous fait assister ainsi à la transformation des corpuscules centraux en blépharoplastes. Enfin et surtout l'étude de la spermiogenèse animale, attentivement suivie sur tant d'objets différents, prouve surabondamment l'emploi des corpuscules centraux comme blépharoplastes, et leur incorporation ultérieure au flagelle caudal du spermatozoïde. Il paraît historiquement juste de faire remonter à Hermann, 1889, l'idée de l'homologie des granules blépharoplastiques contenus dans le flagelle caudal du spermatozoïde avec les corpuscules centraux; il montra que, contrairement à ce qu'on croyait avant lui, le filament caudal de la spermie ne provient pas

du noyau, mais qu'il a des relations primitives avec un double grain, dont il supposa l'homologie avec les corpuscules centraux. Moore, 1895, puis Meves, 1897, confirmèrent les prévisions de Hermann, et Meves, 1897, bientôt suivi par Lenhossèk, 1898, et Benda, 1898, firent la preuve de l'identité des corpuscules incorporés au filament spermatique avec des corpuscules centraux.

B. *Corpuscules basaux des cils. Théorie d'Henneguy-Lenhossèk.* — *a*) *Exposé de la théorie.* — Il en est autrement pour les corpuscules basaux des cils. L'homologie de ces corpuscules basaux avec les corpuscules centraux est une question des plus débattues de la cytologie et qui mérite un long exposé. Cette homologie a pris la forme d'une théorie, dite théorie d'Henneguy-Lenhossèk, parce qu'elle a été émise indépendamment par ces deux histologistes. Elle a eu des défenseurs nombreux et de nombreux opposants; presque tous les auteurs, en effet, qui ont touché au problème des appareils ciliés ont été amenés à prendre position dans le débat sur la valeur centrocorpusculaire des corpuscules basaux. Les arguments fournis à l'appui ou à l'encontre de cette théorie ont été de divers ordres. Ce sont d'abord des preuves directes, des faits de développement, des observations portant sur la genèse des corpuscules basaux, et concluant, soit à leur origine centrosomique, soit contre cette origine. Ce sont en outre des preuves indirectes, des raisons de probabilité, tirées de la comparaison des diverses sortes de cellules flagellées et ciliées.

Comme le dit avec raison Benda, 1900, l'homologie des corpuscules basaux des cils et des corpuscules centraux était prévue, la théorie d'Henneguy-Lenhossèk était en germe dans deux faits constatés précédemment. C'était, d'une part, la destinée des corpuscules centraux, établie par Meves, Lenhossèk et Benda dans la spermiogenèse des Mammifères, l'emploi de ces corpuscules dans la genèse et dans la constitution définitive du filament caudal de la spermie. C'était aussi la constatation faite par Zimmermann, puis par Meves, de cellules au repos, munies de flagelles qui partaient des corpuscules centraux.

C'est alors qu'Henneguy, 1898, et Lenhossèk, 1898, émirent successivement, mais indépendamment l'un de l'autre, la théorie qui

porte leurs noms réunis, et d'après laquelle les corpuscules basaux sont dans les cellules ciliées aussi bien que flagellées les représentants des corpuscules centraux.

Le point de départ des deux promoteurs de cette théorie et les raisons données par chacun d'eux diffèrent d'ailleurs.

Henneguy s'est appuyé surtout sur l'observation qu'il avait faite de spermatocytes de *Bombyx mori*, munis de deux paires de granules qui portaient chacun un fouet, et qui s'entouraient chacun d'une irradiation astérienne. Lors de la division cellulaire, les deux paires de granules s'écartent l'une de l'autre, et viennent occuper les pôles de la figure de division, où ils fonctionnent comme centrosomes ou corpuscules centraux. Bien que les fouets que portent les spermatocytes n'aient pas présenté de mouvements, Henneguy n'hésite pas à les regarder comme des cils. Il suppose donc très vraisemblable l'homologie suivante entre les diverses parties de ces spermatocytes et les cellules du typhlosolis d'Anodonte : filament = cil; centrosome = corpuscule basal; fibre du fuseau central = fibre radiculaire. Les centrosomes sont donc des centres cinétiques aussi bien pour le mouvement extérieur, c'est-à-dire le mouvement vibratile, que pour les mouvements internes, c'est-à-dire la caryocinèse. « On est donc en droit d'admettre que, dans les cellules à cils vibratiles, il existe à la périphérie de la cellule un microcentre constitué, comme dans les cellules géantes de la moelle osseuse, par un nombre considérable de centrioles, et que de ce microcentre partent des filaments de kinoplasma, dont les uns sont devenus des organes moteurs externes, les autres situés dans le corps cellulaire correspondant à une partie des irradiations, qui, dans une cellule ordinaire, entourent le centrosome, et prennent part à la formation de la figure achromatique lors de la division indirecte du noyau. » Henneguy fut encore fortifié dans son hypothèse par la description que Webber venait de donner du développement des anthérozoïdes de *Zamia*, montrant que là coexistent deux sortes de centrosomes, dont les uns sont préposés à la division cellulaire, tandis que les autres servent de point d'insertion à des cils. Les centrosomes donc peuvent fonctionnellement se comporter de plusieurs façons différentes : en premier lieu, ils sont d'habitude des organes de divi-

sion; en deuxième lieu, dans les spermatocytes de *Bombyx*, ils sont à la fois organes de division et organes d'insertion et d'excitation des cils; en troisième lieu, dans les cellules mâles de *Zamia*, ils se partagent de façon que les uns servent d'organes de division, les autres d'organes de mouvement; enfin, dans les cellules vibratiles d'Anodonte, ils servent exclusivement de corpuscules basaux pour les cils et ont donc complètement perdu leur fonction d'organes de division. C'est qu'en effet, dans les cellules vibratiles, personne n'a jamais vu ni centrosomes, ni divisions cellulaires.

Tandis que la manière de voir d'Henneguy s'inspire de raisons d'ordre surtout comparatif, celle de Lenhossèk repose surtout sur des preuves morphologiques. C'est d'abord la situation identique, superficielle dans les deux cas, des corpuscules basaux et des corpuscules centraux, dans des cellules épithéliales telles que celles de l'épididyme des Mammifères, les unes ciliées et les autres non. C'est leur réfringence semblable, et surtout leur coloration identique par l'hématoxyline au fer, par exemple. Il y a une parfaite analogie entre les rapports que les cils ont avec les corpuscules basaux et ceux que le filament caudal du spermatozoïde offre avec le bouton terminal, qui est un véritable corpuscule central, etc. Enfin les cellules vibratiles ne possèdent pas de vrais centrosomes et ne se divisent pas par mitose; les centrosomes y semblent bien, par conséquent, être remplacés par les corpuscules basaux.

Dans la théorie d'Henneguy-Lenhossèk donc, les cils auraient, avec les corpuscules basaux, les mêmes relations génétiques, morphologiques, physiologiques, qu'ont, dans le spermatozoïde, les fibrilles constitutives de la queue du spermatozoïde, les mêmes relations aussi que, dans les anthérozoïdes, les fouets affectent avec la bande centrosomienne ou blépharoplaste qui les porte, les mêmes encore que les fouets des cellules flagellées et des Flagellates.

b) *Argumentation de la théorie.* — Depuis que la théorie de la valeur centrocorpusculaire des corpuscules basaux a été proposée, de nouveaux faits se sont ajoutés à ceux sur lesquels elle était fondée, pour lui donner un plus solide appui. D'autres, par contre, ont été produits contre elle. La théorie d'Henneguy-Lenhossèk a eu ses partisans et ses opposants.

On peut ranger sous trois chefs les faits favorables ou défavorables à la théorie. Dans la première catégorie rentrent les faits de développement des corps basaux. La seconde concerne la question de la présence ou de l'absence de centrosomes dans les cellules ciliées et par suite de la faculté que la cellule possède ou non de se diviser. La troisième catégorie renferme des faits relatifs à la comparaison des corpuscules basaux des cils avec les formations similaires.

Origine des corpuscules basaux. — La première question, celle de l'origine des corpuscules basaux n'a été qu'effleurée par Henneguy et hypothétiquement résolue par Lenhossèk. Henneguy se borne à dire que « les granulations et les cordons colorables qui sont en rapport avec les cils vibratiles des cellules épithéliales, chez les animaux, sont de véritables centrosomes ». Lenhossèk se représente ainsi le processus problématique de l'origine centrosomique des corpuscules basaux : « Les corps centraux subissent une division répétée, jusqu'à ce que toute la surface de la cellule soit peuplée de corpuscules centraux. Ceux-ci émettent alors un prolongement filamenteux et mobile. »

C'est surtout à Benda, 1900, qu'on doit les faits de développement. Il a étudié à cet effet les cellules épithéliales du canal épididymaire. Dans l'épididyme de l'Homme, Hammar, 1897, avait vu déjà que les cils n'ont pas de corpuscules basaux. Benda observa que les cils de ces cellules ne partent pas de toute la surface de la cellule, mais de son milieu seulement, et forment un élégant bouquet; celui-ci se prolonge dans l'intérieur de la cellule, et suivant l'axe de celle-ci par une espèce de tige qu'on suit jusqu'auprès du noyau. A cet endroit se trouvent une grande quantité de granules colorés comme les corpuscules basaux, géminés, occupant la région de l'extrémité profonde de la tige axiale. Des chaînettes de mitochondries, venues de la périphérie de la cellule, s'attachent sur cette tige.

Sur l'épendyme de l'Homme, Benda a pu assister à l'origine des granules centraux aux dépens du diplosome centrocorpusculaire. Les cellules épendymaires des animaux portent un revêtement vibratile avec corpuscules basaux sans corpuscules centraux. Chez

l'Homme, la plupart des cellules sont dépourvues de cils vibratiles, mais contiennent des corpuscules centraux en forme de diplosomes, et sont souvent munies d'un *Centralgeissel*, semblable à celui que Zimmermann a décrit. Benda a examiné des moelles épinières, où, ainsi qu'il arrive souvent, la lumière du canal épendymaire est divisée en cavités distinctes; il y a là des cellules épendymaires offrant toutes les étapes de l'évolution des corpuscules centraux. Ces corpuscules, en forme de bâtonnets, se segmentent en tronçons qui s'éloignent les uns des autres, et qui forment un amas de granules centraux diplosomiques.

Enfin Benda a fait, sur les vaisseaux efférents de l'épididyme de l'Homme, des observations qui complètent les précédentes et les raccordent entre elles, établissant les rapports qui existent entre les corpuscules centraux et les corpuscules basaux. Il y a trouvé en effet des formes de passage entre les groupes de granules d'origine centro-corpusculaire précédemment décrits et la phalange des corpuscules basaux. Dans des cellules aciliées on aperçoit des amas énormes et très denses de granules centrocorpusculaires. Dans d'autres, cet amas est moins serré, plus superficiel, et la cellule se montre recouverte déjà de quelques corpuscules basaux surmontés d'autant de cils. On a l'impression que l'amas corpusculaire central s'est égrené et que les grains épars sont venus se ranger en corpuscules basaux à la surface de la cellule.

Benda concède que la succession de ces images peut signifier aussi bien une sorte de régression de la cellule ciliée et un retour des corpuscules basaux à des corpuscules centraux, qu'inversement l'évolution d'une cellule indifférente ou glandulaire en cellule vibratile et la transformation des corpuscules centraux en granules basaux. Les deux séries peuvent d'ailleurs coexister. En tout cas l'identité des corpuscules basaux et des corpuscules centraux, quel que soit le sens de la flèche donné au processus, est prouvée par ces observations. Car sur le canal épididymaire on voit un amas granulaire central, que l'observation de cellules épendymaires montre se former aux dépens des corpuscules centraux, et sur les vaisseaux efférents de la tête de l'épididyme on trouve les stades intermédiaires entre l'amas centrocorpusculaire ainsi formé et la

phalange des corpuscules basaux. On peut tout de suite remarquer que la faiblesse de la démonstration de Benda pourrait être due à ce que la série complète des étapes est réalisée sur trois objets différents, dont l'un surtout, le canal de l'épididyme, occupe dans l'ensemble des cellules ciliées une place tout à fait à part. Par suite, les raccords entre ces trois objets et la série tout entière sont quelque peu artificiels.

Benda s'est demandé ce que devient la fonction des corpuscules centraux quand ils se transforment en corpuscules basaux. Ou bien le corpuscule central perd sa fonction en se transformant, et la cellule vibratile devient incapable de division. Ou bien certains corpuscules centraux qui ne sont pas en relation avec les cils demeurent en trop et peuvent entrer en activité lors de nouvelles divisions. Ou bien encore la paire de corpuscules centraux nécessaire à une division ultérieure se forme à nouveau par l'involution et la fusion des corpuscules basaux. Les trois possibilités peuvent se réaliser. Il est en premier lieu certain qu'une partie des cellules ciliées perd sa faculté de division; car jamais on ne trouve de mitoses dans la trachée et dans les bronches des Mammifères. En second lieu il se peut qu'il reste des corpuscules centraux non employés à la formation des corpuscules basaux, ainsi que l'ont observé Zimmermann, 1898, et Studnicka, 1899; toutefois, dans les cellules des canaux efférents de l'épididyme, Benda n'a jamais vu de corpuscules centraux résiduels; par contre, dans l'intestin d'Anodonte, il a aperçu, en outre des corpuscules basaux, près du noyau et dans l'espace laissé libre par l'écartement des racines, des cils avec granule simple ou double semblable à un corpuscule central. Troisièmement les corpuscules centraux peuvent ne pas être influencés par leur connexion avec les cils et ne pas perdre pour cela leur action cinétique dans la division, ainsi que le prouve l'observation d'Henneguy sur les spermatocytes.

Avec Benda, Fürst, 1900, admet aussi que les corpuscules basaux proviennent du corpuscule central; ce sont des corpuscules centraux ayant pris une autre situation et une nouvelle fonction, sans perdre cependant leur rôle et leur nature cinétiques. Les cellules de la toile choroïdienne de l'embryon de Saumon sont un

objet très favorable pour établir que les corpuscules basaux des cils proviennent de la division des corpuscules centraux. Ce sont des cellules vibratiles incomplètement développées, et qui ne le sont peut-être jamais, où quelques unités ciliées seulement se sont formées et où par conséquent l'origine des cils et des corpuscules basaux est particulièrement facile à élucider.

Moreaux, 1910, 1912, a suivi, dans l'épithélium tubaire des Mammifères (Lapin), la transformation des cellules ciliées en cellules muqueuses glandulaires et la reconstitution des cellules ciliées aux dépens des cellules muqueuses. Il a assisté, au cours de cette reconstitution, à la formation des corpuscules basaux des nouveaux cils. Il n'existe pas de diplosome centrosomique dans la cellule vibratile. Celui-ci apparaît seulement au moment de la transformation glandulaire de cette cellule; on le trouve alors, dans la partie basale, au voisinage du noyau ou même au milieu du produit de sécrétion muqueuse déjà formé; il paraît peu à peu se rapprocher de la surface cellulaire pendant la période de transformation muqueuse. Alors chacun des deux corpuscules du diplosome centrosomique se divise un grand nombre de fois. Il en résulte la production de diplocoques nombreux qui s'alignent le long de la membrane superficielle entre les Kittleisten. Les corpuscules de la rangée externe poussent alors autant de cils, dont ils deviennent les bulbes; ceux de la rangée interne constitueront les corpuscules basaux proprement dits. En somme, les observations de Moreaux confirment celles de Benda sur l'origine centrosomique des corpuscules basaux.

Les faits de genèse centrocorpusculaire des corps basaux décrits par Benda ont été niés. Gurwitsch, 1900, a montré, comme il est dit plus haut, que dans le pharynx des larves d'Amphibien les cils se forment indépendamment des corpuscules centraux et que les corpuscules basaux ne sont que des différenciations secondaires d'un plateau alvéolaire et, par conséquent, ne sont pas de provenance centrocorpusculaire. Le même auteur, faisant une critique générale de l'hypothèse d'Henneguy-Lenhossèk, adresse plusieurs objections à cette hypothèse et, entre autres, attaque les conclusions de Benda sur la genèse des corpuscules basaux. Il faudrait,

dit-il, admettre la division du corpuscule central en des centaines de fragments, division qui n'a jamais été observée; comme la réfringence et la colorabilité sont les mêmes dans le corpuscule central et dans les corpuscules basaux, on ne peut guère supposer que la substance cent fois plus abondante dans ceux-ci est due à un gonflement de celle du premier. Gurwitsch oppose encore à la genèse centrocorpusculaire des corpuscules basaux, que ceux-ci apparaissent tous en même temps à la surface de la cellule, ce qui serait difficilement explicable s'ils étaient produits par apposition des fragments du centrosome. Mais la simultanéité de l'apposition des corps basaux est loin d'être la règle; bien au contraire, il résulte de nombreuses observations relatées dans cet exposé, que le plus souvent les corpuscules basaux et les cils qu'ils portent paraissent ou disparaissent un à un sur la cellule, puisque les cellules vibratiles pauciciliées sont extrêmement fréquentes.

Henry, 1900, dans les canaux efférents de la tête de l'épididyme, n'a pas vu les corpuscules basaux provenir des corpuscules centraux. La cellule étant décapitée, lors de l'excrétion cellulaire, il se demande, si les corpuscules basaux devaient leur origine aux centrosomes, comment de nouveaux corpuscules pourraient se reformer. Aussi combat-il la théorie d'Henneguy-Lenhossèk, se bornant à admettre que les grains basaux sont des formations cytoplasmiques nouvelles et différenciées sur place.

Maziarski, 1903, constate chez le Ver de terre l'existence de trois sortes de corpuscules basaux, différentes par la taille. Si les grains basaux provenaient des centrosomes, on ne comprendrait pas pourquoi les produits de la division centrosomique sont si inégaux. L'inégalité s'explique très bien, au contraire, en admettant que les corpuscules basaux se différencient sur place.

Heidenhain, 1899, oppose à la théorie centrosomique des grains basaux un argument d'un autre ordre. Les réactions colorées des corpuscules basaux montrent qu'ils ne sont que des différenciations de la membrane limitante superficielle de la cellule. Ils sont à cheval sur cette limitante, tandis que les corpuscules centraux sont situés au-dessous.

Il est certain que Benda et ceux qui ont admis avec lui l'origine

centrocorpusculaire des corpuscules basaux ont été influencés par l'idée de la permanence du centrosome ou tout au moins de la substance centrosomique. Tout centrosome provient d'un centrosome préexistant, proclament les partisans de la persistance du centrosome. Par suite un centrosome ne peut se perdre dans la cellule et disparaître purement et simplement; car la cellule serait obligée de le reconstituer, ce qu'elle ne peut faire, parce que la substance centrosomique est *sui generis*. Si l'on veut donc conserver le précieux centrosome et l'impérissable substance à travers tout le cycle des transformations cellulaires qui affectent une cellule épithéliale, quand de cellule nue ou sécrétoire elle devient vibratile pour retourner ensuite à l'état primitif d'élément nu ou sécréteur, il faut que cette forme granulaire du centrosome ou tout au moins cette substance se conserve. Et, en dehors même de toute observation, il est tout naturel de penser, à cause de la similitude formelle et substantielle des corpuscules centraux et des grains basaux, qu'elle est transitoirement conservée dans les corpuscules basaux. Tout ce raisonnement aprioristique tombe dès l'instant, qu'abandonnant l'idée de la permanence du centrosome, à toutes les vicissitudes de la vie individuelle d'une cellule, on en vient seulement à supposer que les centrosomes peuvent bien se former par différenciation autogène du cytoplasma, dans une cellule qui, après une longue période de végétation, se prépare à la division, et que les corpuscules basaux des cils, si semblables aux corpuscules centraux, peuvent aussi se différencier de toutes pièces. C'est, nous le savons, ce qu'a admis Gurwitsch et ce qu'il nous conviendrait assez d'admettre avec lui, si les faits connus sur la spermiogenèse des spermatozoïdes vermiformes de la Paludine n'étaient pas une contre-indication presque formelle à cette supposition.

Question du centrosome et de la division mitotique des cellules ciliées. — La présence d'un centrosome dans des cellules vibratiles parfaites[1] et pourvues de corpuscules basaux a été relevée par un

1. Il ne sera question que des véritables cellules ciliées vibratiles, et non des cellules à brosse ou à plateau, parce que leur homologie avec les cellules ciliées vraies a été contestée et a besoin d'être préalablement établie (voir chap. VII).

grand nombre d'auteurs et opposée à la théorie centrocorpusculaire des corpuscules basaux et de leur équivalence avec les corpuscules centraux. K. W. Zimmermann, 1898 (fig. 108), représente un diplosome centrocorpusculaire dans une cellule vibratile de l'épididyme de l'Homme. Studnicka, 1899 (fig. 2), constate l'existence de corpuscules centraux dans de véritables cellules vibratiles (cellules du pharynx de larves de Salamandre, cellules de la cavité branchiale, de la thyroïde et du canal intestinal du Petromyzon, cellules de l'épithélium lingual de la Salamandre adulte). Gurwitsch, 1900, 1901, dans le pharynx des larves d'Amphibiens aussi, a pu voir le corpuscule central inaltéré dans des cellules en voie de division mitotique. Fischel, 1900, a aussi décrit des diplosomes dans les cellules ciliées de l'œsophage de larves de Salamandre. Eismond, 1900, a fait sur le même objet une constatation semblable. Henry, 1900 (fig. 3 et 8 de la pl. II), a fait une observation analogue dans les cellules épididymaires de l'Homme et du Rat, observation qu'ont répétée Holmgren, 1904, et Ikeda, 1906, sur l'épididyme. Wallengren, 1905, figure (fig. 4) dans l'épithélium branchial de l'Anodonte des corpuscules centraux, situés tout à fait superficiellement entre les corpuscules basaux des cils. Erhard, 1910, a trouvé, sur plusieurs objets (typhlosolis d'Anodonte, fig. 1, 11, 12, 18, 19; canaux efférents de l'épididyme du Cobaye, fig. 5 et 6; branchies de l'Anodonte, fig. 7), des diplosomes qu'il interprète comme des centrosomes. Les images ne sont, d'ailleurs, qu'à moitié convaincantes. Les granules simples ou géminés, que représentent les figures 1, 11, 12, 18, 19, laissent des doutes sur leur signification centrosomique, tant par leur aspect que par leur situation partiellement ou totalement à cheval sur les racines ciliaires. La figure 5 montre bien un diplosome centrosomique indiscutable; mais la cellule à laquelle elle appartient n'est pas une cellule ciliée adulte et véritable, et seulement une forme évolutive ou régressive. Quant à la figure 7, on y cherche vainement un diplosome évident.

Du reste, il faut bien avouer que ce sont là des trouvailles exceptionnelles, et que ce n'est pas sur une ou deux cellules parmi des milliers d'éléments examinés qu'il faudrait trouver le diplosome centrosomique, mais que la constatation de ce diplosome devrait

être faite, pour qu'elle eût quelque valeur, et pût infirmer la théorie d'Henneguy-Lenhossèk, à peu près aussi souvent qu'on peut la faire sur les cellules épithéliales nues.

Admettant, avec nombre d'auteurs, la présence d'un diplosome dans les cellules vibratiles comme dans les autres cellules épithéliales, il resterait à prouver que ce diplosome doit être considéré comme le représentant d'un centrosome. C'est ce que Gurwitsch, 1901, se refuse à admettre à la suite d'observations faites sur le canal épididymaire des Mammifères, et qui seront rapportées plus loin. Les cellules de ce canal épididymaire sont un cas spécial, qui sera examiné ultérieurement. Disons seulement pour le moment que les observations qui ont porté sur ce matériel ont été employées soit à la défense, soit à la condamnation de la théorie d'Henneguy-Lenhossèk.

Il convient d'ajouter qu'il y a quelque témérité à qualifier de centrosome toute espèce de granule, simple ou double, accidentellement rencontré, parmi tant d'autres, dans la portion superficielle d'une cellule épithéliale. Gurwitsch, 1900, émet des doutes sur l'authenticité des corpuscules centraux qui figurent dans nombre de descriptions. Joseph, 1902, est tout aussi sceptique. Avec Fischer, 1899, il se refuse à qualifier aveuglément de controsome tout granule plus ou moins bien isolé rencontré dans le cytoplasme. La nature centrosomique des grains figurés par Studnicka, 1899 (fig. 2), lui paraît très douteuse. Sur les préparations mêmes de Fischel, 1900, il n'a pu se convaincre de l'existence certaine d'un centrosome dans les cellules ciliées.

Les résultats négatifs sont plus nombreux que les résultats positifs quant à la présence du diplosome centrosomique dans les cellules ciliées, dans les vraies cellules vibratiles tout au moins.

Lenhossèk, 1898, n'a pas trouvé de centrosome dans les cellules épididymaires vibratiles et n'en observe que dans les cellules sécrétrices et non vibratiles.

Dans de nombreuses cellules vibratiles (intestin spiral, uretère, canal déférent de *Torpedo*, œsophage, conduit pancréatique, narine et larynx, épiderme de larve de *Salamandre*, épithélium intestinal de *Lumbricus* et d'*Enchytræus*, épiderme des appendices

sous-élytraux de *Sigalion*), il a été impossible à Joseph, 1902, de trouver la moindre trace de diplosome. Il en est de même, pour lui, dans les cellules à bordure ou brosse, qui sont de vraies cellules ciliées. Au contraire, les cellules à bâtonnets de l'intestin et les cellules à plateau cuticulaire recouvrant le pharynx des Batraciens ne sont pas de véritables cellules ciliées et possèdent un diplosome, mais non des corpuscules basaux. Heidenhain, 1899 *c*, a cherché en vain un centrosome dans les cellules ciliées.

L'étude des Infusoires ciliés conduit à admettre une sorte d'incompatibilité entre la présence des corpuscules basaux et celle des centrosomes. On sait en effet, par les recherches de Maier, 1903, et d'autres, que les cils des Infusoires s'implantent sur des corpuscules basaux. D'autre part, on n'a jamais trouvé de centrosomes dans les Ciliés au repos non plus qu'aux pôles de leurs figures de division (Hoyer, Maier), à moins que tout à fait hypothétiquement on ne considère leur micronucléus comme l'équivalent d'un centrosome. Il est donc inadmissible, dans le cas des Ciliés, de faire dériver de centrosomes les corpuscules basaux des cils (Doflein, 1900; Maier).

La présence ou l'absence de centrosome dans les cellules vibratiles entraîne la possibilité ou l'impossibilité pour ces cellules de se diviser. La constatation de figures de division des cellules vibratiles est un sérieux obstacle à la théorie d'Henneguy-Lenhossèk, puisque ces figures portent à leurs pôles des centrosomes et que ceux-ci, coexistant avec les corpuscules basaux, n'en peuvent plus être les représentants.

Il y a des observations concluant à l'existence de mitoses dans les cellules vibratiles, et il en est de contraires.

Dans la première catégorie se rangent des observations de Hermann, 1894; Hammar, 1897; Zimmermann, 1898; Benda, 1900; Jeleniewski, 1904, sur les cellules de l'épididyme des Reptiles et des Mammifères. Gurwitsch, 1901 (fig. 19), représente une figure de division dans l'épithélium pharyngien d'une larve de Salamandre. Wera Polowzow, 1904, dessine un stade de karyokinèse dans une cellule de la poche pharyngienne dorsale du Ver de terre, qui n'est peut-être pas une cellule vibratile. Wallengren, 1905, a suivi toutes

les phases de la mitose dans les cellules des branchies de l'Anodonte; il a observé que pendant la prophase l'appareil vibratile disparaît, les cils libres d'abord, puis les corpuscules basaux, les racines enfin, et souvent même la cuticule; pour lui la régénération de l'épithélium cilié se fait par les cellules vibratiles elles-mêmes. Erhard, 1910, a constaté l'existence de mitoses dans les cellules branchiales de l'Anodonte aussi, dans celles du typhlosolis du même animal et dans les cellules des conduits hépatiques d'Helix (fig. 13, 20, 21). Guieysse-Pellissier, 1912, a observé des mitoses dans les cellules intestinales de l'Ascaride mégalocéphale, qui ne sont pas de vraies cellules ciliées.

En face de ces observations, les résultats négatifs sont encore plus nombreux (Henri, 1900; Joseph, 1902; Fuchs, 1902, 1904; Brasil, 1904; Prenant, 1905).

Tous ces auteurs ont nié l'existence de mitoses dans des cellules vibratiles véritables et en pleine activité. C'est qu'en effet il faut soumettre à une sévère critique les observations positives qu'on a cru faire. Pour avoir une réelle valeur et pour pouvoir être opposées à la théorie d'Henneguy-Lenhossèk, ces observations doivent réunir plusieurs conditions. Elles doivent d'abord porter indubitablement sur des cellules vibratiles et non pas sur les autres éléments, cellules épithéliales nues ou cellules sécrétrices qui leur sont contiguës. Or, d'après Fuchs, les cellules de l'épididyme, où Hammar, Zimmermann, Benda ont signalé des mitoses, ne sont pas des cellules vibratiles. Les figures données par Jeleniewski ne sont pas non plus absolument probantes, et l'on ne peut affirmer que c'est bien dans les cellules vibratiles que la mitose se passe. Les cellules intestinales de l'Ascaris que Guieysse-Pellissier a trouvées en état de mitose ne sont pas des cellules vibratiles. La même critique peut s'adresser aux figures 13, 20, 21 du mémoire d'Erhard, dans lesquelles les cellules (des conduits hépatiques d'Helix, du typhlosolis d'Anodonte) qui sont le siège de la mitose sont ou bien profondément situées au-dessous des cellules vibratiles, ou bien enclavées entre ces dernières et, en tout cas, dépourvues de cils et de corpuscules basaux. Henry, qui a vu des figures de division dans l'épididyme, dit qu'elles siégeaient dans des cellules au repos

vidées de leur produit de sécrétion. Les cellules vibratiles, dans lesquelles Wallengren a observé des mitoses, avaient perdu momentanément leur différenciation ciliée.

On ne doit retenir comme convaincantes que les figures mitosiques trouvées dans des cellules vibratiles vraies, pourvues de corpuscules basaux et de cils. Or ni Joseph, ni Fuchs n'ont pu en observer sur de vraies cellules vibratiles. La cellule du pharynx de Salamandre que Gurwitsch représente en état de division, et qui peut en effet se diviser (Joseph), n'est pas du tout une cellule vibratile et ne possède du reste pas de corpuscules basaux. Brasil, dans l'épithélium intestinal de la Pectinaire (*Lagis*), a observé des mitoses, mais elles siégeaient dans les cellules indifférentes situées à la surface de l'épithélium ; les cellules en division ne portaient ni bordure en brosse, ni cils, ni corpuscules basaux et étaient enclavées entre les cellules ciliées.

Les auteurs anciens (Drasch, 1881 ; Flemming, 1885 ; Bockendahl, 1885), qui ont étudié les cellules ciliées, en dehors de toute arrière-pensée et de toute application à une théorie quelconque, n'y ont jamais vu les mitoses siégeant authentiquement dans les cellules vibratiles parfaites. Joseph n'a pas été plus heureux et nous non plus, dans l'épithélium œsophagien du Triton, 1905, et dans une foule d'épithéliums ciliés de Vertébrés et d'Invertébrés que nous avons examinés depuis.

Les seules figures vraiment démonstratives de la régénération mitotique des cellules vibratiles sont celles de Wallengren. Mais précisément en montrant que la prophase s'accompagne de perte de l'appareil vibratile et en somme de la différenciation cellulaire, Wallengren a prouvé que la ciliation et la reproduction mitotique s'excluent, et il a rendu très vraisemblable l'homologie des centrosomes et des corpuscules basaux.

Comparaison des corpuscules basaux des cellules vibratiles avec des formations similaires. — Les partisans de la valeur centrocorpusculaire des corps basaux, et l'un des promoteurs de cette théorie, M. Henneguy notamment, se sont appuyés pour la défendre non seulement sur les divers faits que nous venons de relater, mais encore sur la comparaison de ces corpuscules avec les formations

similaires de cellules flagellées de toutes sortes, formations dont la nature centrosomique n'est le plus souvent pas douteuse.

De toutes ces formations, celles qui sont le plus proches des corpuscules basaux des cils, ce sont d'abord les diplosomes de l'appareil centroflagellaire dans les *Centralgeisselzellen*. Or ces diplosomes sont incontestablement identiques dans les *Centralgeisselzellen* aux diplosomes superficiels des cellules épithéliales nues. Ceux-ci à leur tour, tout aussi certainement, représentent le microcentre des cellules épithéliales. De nombreuses observations ont en effet établi que ce sont eux qui, dans ces cellules, deviennent les corpuscules polaires de la figure de division (Ballowitz 1898; Zimmermann, 1898; Wallengren, 1905; Erhard, 1910). Ballowitz, dans l'épithélium pharyngien et cloacal des Salpes, trouve tous les passages du diplosome des cellules au repos au centrosome de la cellule en division. Zimmermann, dans les cellules stomacales de l'Homme, figure parmi des cellules épithéliales munies d'un diplosome superficiel une cellule en division, où ce diplosome est remplacé par les corpuscules centraux des pôles de la figure. Wallengren observe chez l'Anodonte la migration du diplosome et son transfert aux pôles du fuseau caryocinétique. Erhard assure avoir fait une observation semblable.

La série des images capables de montrer la valeur centrocorpusculaire des corpuscules basaux des cils est ainsi la suivante : diplosomes ou corpuscules basaux d'une cellule multiciliée; diplosomes moins nombreux d'une cellule pauciciliée; diplosome unique d'une *Centralgeisselzelle*; diplosome d'une cellule épithéliale ordinaire nue et au repos, corpuscules polaires de la figure mitotique d'une cellule épithéliale en division. Cette série est tout à fait en faveur de la théorie d'Henneguy-Lenhossèk. On peut donc conclure avec Joseph, 1902, que, par ses multiples relations avec la cellule vibratile, l'existence de la cellule à fouet central, forme la plus primitive et la plus simple d'une cellule ciliée, est favorable à la théorie d'Henneguy-Lenhossèk.

Il en est de même des faits observés sur la spermiogenèse des spermatozoïdes vermiformes de la Paludine. Les recherches de Meves ont montré, dans une série irréprochable par la précision et

le nombre des stades figurés, que les corpuscules basaux des cils proviennent bien du rassemblement en une plaque unique de corpuscules centraux auparavant épars dans la cellule, où ils formaient les pôles d'autant d'asters.

La théorie d'Henneguy lui a été suggérée par l'observation des spermatocytes flagellés des Lépidoptères. Il résulte des études de Moore, 1894; Meves, 1897, 1900, 1902; Henneguy, 1898, sur des objets différents (Sélaciens, Lépidoptères), que les spermatocytes peuvent porter des flagelles insérés sur les corps basaux ou blépharoplastes. Or ces corps basaux, on les voit fonctionner comme centrosomes et se placer aux pôles de la figure mitotique. Des spermatocytes peuvent donc être considérés comme des *Centralgeisselzellen*, puisque le corps qui porte les cils ou flagelles se comporte en même temps comme centrosome.

Il en est de même pour les spermatides, dont le centrosome se conduit, au cours de la spermiogenèse, comme un véritable corpuscule basal. C'est en effet de ce centrosome que part le filament caudal extra-cellulaire. Le centrosome occupe dans la spermatide en voie de spermiogenèse et plus tard dans la spermie définitive la situation d'un corpuscule basal, ou même celle du diplosome de l'appareil centroflagellaire dans la *Centralgeisselzelle.*

Quant aux spermatozoïdes végétaux ou anthérozoïdes, Henneguy et d'autres auteurs se sont servis des faits acquis sur leur genèse pour comparer leurs blépharoplastes aux corpuscules basaux des cils. On a vu (chap. III) que la plupart des botanistes ont concédé que ces blépharoplastes étaient très semblables à des centrosomes, mais n'ont pas voulu conclure à leur nature centrosomienne, sur laquelle Ikeno seul est demeuré affirmatif. D'autres botanistes (Webber; Shaw, 1898; Strasburger, 1900; Dangeard, 1899, 1910) se sont montrés plus réservés ou même ont douté de l'homologie des blépharoplastes des plantes avec des corpuscules centraux. On peut en effet produire et on a produit contre cette homologie des arguments tels que ceux-ci. On n'observe de centrosome ni dans les divisions qui précèdent, ni dans celles qui suivent et grâce auxquelles l'œuf fécondé se segmente. Le revêtement ciliaire des anthérozoïdes demeure avec son blépharoplaste à la surface de

l'œuf et ne prend pas à la fécondation la part que nos connaissances sur les processus généraux de la fécondation nous font attendre d'un vrai centrosome spermatique.

L'étude enfin de la formation des zoospores et des gamètes de nombreux représentants de la série animale ou végétale, celle de l'évolution d'un grand nombre de Flagellates ont prouvé surabondamment que ce sont les mêmes corps qui fonctionnent comme blépharoplastes et produisent les fouets et qui dirigent en tant que centrosomes la division cellulaire. Les faits tels que ceux observés par Jahn, 1904, sur le développement des zoospores du Myxomycète *Stemonitis flaccida*, et par Dobell, 1909, sur la division du *Trichomastix* sont à cet égard parmi les plus suggestifs (voir chap. III).

Conclusion. — Il y a dix ans déjà, Joseph, à la suite de son consciencieux mémoire, concluait : « La théorie de Lenhossèk-Henneguy, d'après laquelle les corpuscules basaux des cils naissent du centrosome, n'a pas jusqu'ici été ébranlée, et sa valeur est restée; car toutes les raisons qui lui ont été opposées se sont montrées sans solidité ».

Telle me paraît être encore aujourd'hui la conclusion qui se dégage de l'exposé et de la critique des faits contenus dans ce chapitre. Sans doute la seule preuve directe de l'origine centrosomique des corpuscules basaux a été apportée par Benda, Fuchs et Moreaux, et il serait désirable qu'elle fût corroborée par de nouvelles recherches. Sans doute aussi, il ne faut pas appliquer la nature indiscutablement centrosomique du blépharoplaste du fouet aux corpuscules basaux des cils, sous le simple prétexte de la parenté étroite des appareils flagellaire et ciliaire. Mais si la preuve directe fait encore défaut, il existe un tel faisceau de preuves indirectes, ou tout au moins de probabilités, d'arguments par comparaison notamment, qu'ici les comparaisons deviennent plutôt raison d'admettre l'origine ou du moins la nature centrosomique des corpuscules basaux des cils.

3° *Racines ciliaires.*

La question de la nature morphologique des racines ciliaires a déjà été l'objet d'un exposé documenté au chapitre IV. Je me bornerai à caractériser ici les principales opinions soutenues.

L'idée la plus simple qu'on puisse se faire des racines ciliaires et de leur valeur morphologique est de se les représenter comme des fibrilles différenciées de la charpente cytoplasmique. C'est ainsi que Eimer, 1877, Vignon, 1900, 1901, et Kolačew, 1910, les ont comprises. Pour ces auteurs elles résultent de la régulation et du renforcement de travées longitudinales de la trame cytoplasmique, dont les trabécules transversales auraient disparu ou seraient même demeurées en connexion avec ces racines. Dans certaines cellules vibratiles qui manquent de racines ciliaires (cellules de l'œsophage de Triton, cellules épidermiques d'*Aeolis papillosa*) Vignon trouve une trame réticulée à la place des racines. Kolačew fait la même observation pour *Opalina ranarum*.

Comme les racines ciliaires sont électivement colorables, il m'a paru (1898-1899) qu'elles devaient appartenir à la catégorie des formations du protoplasma supérieur.

Benda, 1899, 1900, d'autre part et de façon analogue, les a regardées comme de nature mitochondriale et en fait de véritables chondriomites. Je ne crois pas pourtant que les racines ciliaires coïncident avec des filaments mitochondriaux, mais plutôt que ceux-ci, comme d'ailleurs Benda l'avait remarqué, peuvent être interposés aux racines et s'appliquer étroitement sur elles.

Il n'est pas prouvé du tout que les racines et les tonofibrilles ne soient qu'une seule et même chose, que les racines représentent dans la région apicale de la cellule ce que sont les tonofibrilles dans la région basale et que les unes et les autres se continuent directement. Je suis disposé pour ma part à nier l'identité des racines et des tonofibrilles. Je suis porté à croire que dans les cas où les racines sont très longues et très épaisses, comme par exemple dans les cellules de coin des lamelles branchiales des Mollusques Acéphales, elles peuvent, en s'étendant jusqu'à la base

de la cellule, simuler des tonofibrilles dont elles remplissent d'ailleurs peut-être le rôle.

Dans sa théorie générale de l'homologie de l'appareil vibratile, Henneguy a émis l'hypothèse que les racines ciliaires représentent les fibres d'un fuseau central de division, de même que les corpuscules basaux en sont les centrosomes. Certains faits observés sur les Flagellates paraissent, au premier abord, très favorables à cette hypothèse particulière. L'axostyle, c'est-à-dire cette tige très colorable qui, appendue au blépharoplaste centrosomique, traverse le corps cellulaire de certains Flagellés, dérive bien certainement d'une fibre fusoriale qui unissait les deux centrosomes lors de la division et qui équivaut au fuseau central des Métazoaires.

Index bibliographique (*Chapitres IV et V*).

ALEXEIEFF. — Sur le stade flagellé dans l'évolution des amibes *limax*. I. Stade flagellé chez *Amoeba punctata*, Dangeard, *C. R. Soc. Biol.*, n° 4, 2 février 1912, t. LXXII.

APATHY. — Das leitende Element des Nervensystems, *Mitth. a. d. zool. Stat. Neapel.* Bd. XII, 1897.

BALBIANI. — Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés, *Recueil zool. suisse*, t. I, 1888.

BALLOWITZ. — Notiz über die oberflächliche Lage der Centralkörper in Epithelien, *Anat. Anzeiger*, Bd. XIV, 1898.

DE BARY. — Die Mycetozoen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. X, 1860.

BENDA. — Weitere Mittheilungen über die Mitochondria, *Verh. der physiol. Gesellschaft zu Berlin*, 1898-99. — Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Phys. Abth.*, 1900-1901.

BERTHOLD. — Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporen, *Mitth. d. zool. Stat. Neapel*, Bd. II, 1881.

BEZZENBERGER. — Ueber Infusorien aus asiatischen Anuren, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. III, 1904.

BIDDER. — The Collar-cells of Heterocæla, *Quart. Journ. of micr. Science*, vol. XXXVIII, 1896.

BLOCHMANN. — Zur Kenntnis von Dimorpha nutans, *Biolog. Centralblatt*, Bd. XII, 1904.

BOCKENDAHL. — Ueber die Regeneration des Trachealepithels, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXIV, 1885.

BÖHMIG. — Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LI, 1891. — Die Nemertinen des Golfes von Neapel, *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XXII, 1895. — Beiträge zur Anatomie und Histologie der Nemertinen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXIV, et *Arbeit. d. zool. Inst. zu Graz*, Bd. VI, 1898.

BRASIL. — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes, *Arch. de zool. expér.*, 4e série, t. II, 1904.

BRETTAUER und STEINACH. — Untersuchungen über das Cylinderepithelium der Darmzotten und seine Beziehung zur Fettresorption, *Sitz d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, I, 1857.

BÜRGER. — Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, etc., *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. L, 1890.

BÜTSCHLI. — Protozoa, IIIe Abth., *Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs*, Leipzig, 1887-89.

CARRIÈRE. — Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchier und Gastropoden, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXI, 1882.

CHAMPY. — *Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion*, Thèse de Paris et *Arch. d'Anat. micr.*, t. XIV, 1911.

v. CIENKOWSKI. — Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XII, 1876.

CLAPARÈDE. — *Recherches sur la structure des Annélides sédentaires*, Genève, 1873 (cité par Gaule).

CLARK. — *Annals and Magazin Nat. history*, 4e série, I, 1868 (cité par Erhard).

B. COLLIN. — *Étude monographique sur les Acinétiens*, thèse de doct. ès sc., Paris, 1912.

CUÉNOT. — Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines, *Arch. de Biologie*, t. XVII, 1901.

DALLINGER et DRYSDALE. — Researches on the Life-History of the Monads, *Monthly microsc. Journal*, vol. XXII, 1873-75.

DANGEARD. — Études sur la cellule, ch. II, *Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule*, Paris, 1899. — Contribution à l'étude des organismes inférieurs, *Le Botaniste*, 2e série, 1899. — Étude sur le développement et la structure des organismes inférieurs, *Ibid.*, sér. XI, 1910.

DOBELL. — Researches on the Intestinal Protozoa of Frogs and Toads, *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. LIII, 1909.

DRASCH. — Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht der Karyokinese, etc. *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd. LXXXIII, 1881.

DU PLESSIS. — Cité par K. W. Zimmermann, 1898.

EBERTH. — Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien, *Arch. f. pathol. Anat.*, Bd. XXXV, 1866.

EICHHORST. — Ueber die Entwickelung des menschlichen Rückenmarks und seiner Formelemente, *Arch. f. path. Anat.*, Bd. LXIV, 1875.

EIMER. — Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns, nebst Bemerkungen über Wimperepithelien, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIV, 1877.

EISIG. — Monographie der Capitelliden, *Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*, Bd. XVI, 1887.

EISMOND. — Ueber die Natur der sogenannten kinetischen Centren der Zellen, *Verh. d. Anat. Gesellschaft*, 1900.

ELLERMANN. — Ueber die Struktur der Darmepithelzellen von Helix, *Anat. Anzeiger*, Bd. XVI, 1899.

ENGELMANN. — Ueber die Flimmerbewegung, *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. IV, 1868. — Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung, *Hermann's Handbuch der Physiologie*, Bd. I, T. I, 1879. — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen, *Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. XXIII, 1880.

ERHARD. — Studien über Flimmerzellen, *Arch. f. Zellforschung*, Bd. IV, 1910.

FABRE-DOMERGUE. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés, *Ann. des Sc. natur., zool.*, t, V, 1888.

FAURÉ-FRÉMIET. — Mitochondries et sphéroplastes chez les Infusoires ciliés, *C. R. Soc. Biologie*, t. LXII, 1907. — Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles, *Arch. d'Anat. microsc.*, t. XI, 1910.

FISCH. — Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLII, 1885.

FISCHEL. — Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels, *Anat. Hefte*, Bd. XV, H. 48, 1900.

FISCHER. — Ueber die Geisseln einiger Flagellaten, *Jahrb. f. wiss. Botanik*, Bd. XXVI, 1894. — *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas*, Jena, 1899.

FLEMMING. — Ueber die Regeneration verschiedener Epithelien durch mitotische Zellteilung, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXIV, 1885.

FLORENTIN. — *Étude sur la faune des mares salées de Lorraine,* thèse de doct. ès sc., Nancy, 1899.

FOL. — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie*, Leipzig, 1896.

FRANZÉ. — *Der Organismus der Craspedomonaden*, Budapest, 1897 (cité par Prowazek 1903 et par Doflein).

FRENZEL. — Zum feineren Bau des Wimperapparates, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVIII, 1886.

FRIEDREICH. — Einiges über die Struktur der Cylinder- und Flimmerepithelien, *Arch. f. pathol. Anat*, Bd. XV, 1858. — Ueber die Struktur der Cylinder-und Flimmerepithelien, 34ᵉ *Vers., deutscher Naturf. u. Aerzte*, 1859 (cité par Erhard).

FUCHS. — Ueber das Epithel im Nebenhoden der Maus, *Anat. Hefte*, Bd. XIX, 1902. — Ueber das Ependym, *Verh. der Anat. Gesellschaft*, 1902. — Ueber Beobachtungen an Secret-und Flimmerzellen, *Anat. Hefte*, Bd. XXV, H. 3, 1904.

FÜRST. — Haarzellen und Flimmerzellen, *Anat. Anzeiger*, Bd. XVIII, 1900.

GAULE. — Das Flimmerepithel der Aricia fœtida, *Arch. f. Physiol.*, 1881.

GOLDSCHMIDT. — Lebensgeschichte der Mastigamoeben, *Mastigella vitrea, n. sp.*, und *Mastigina setosa*, n. sp., *Arch. f. Protistenkunde,* Suppl., Bd. I, 1907.

GOODRICH. — On the nephridia of the Polychaeta, *Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. XXXIV, 1893; XL, 1897; XLI, 1898.

GREENWOOD. — On retractile Cilia in the Intestins of Lumbricus terrestris, *Journ. of Physiology*, Vol. XIII, 1892.

GROBBEN. — Morphologische Studien über das Harn- und Geschlechtsapparat sow. die Leibeshöhle der Cephalopoden, *Arb. a. d. Zool. Inst. Wien*, Bd. V, 1884.

GUIEYSSE-PELLISSIER. — Étude de la division karyokinétique des cellules épithéliales de l'intestin d'*Ascaris megalocephala*, *C. R. Assoc. Anatomistes*, 1909. — Étude de l'épithélium intestinal de la Roussette (*Scyllium catulus*), *Arch. d'Anat. micr.*, t. XIV, 1913.

GURWITSCH. — Die Vorstufen der Flimmerzellen und ihre Beziehungen zu Schleimzellen, *Anat. Anzeiger,* Bd. XIX. 1901. — Zur Entwickelung der Flimmerzellen, *Ibid.*, Bd. XVII, 1900. — Studien über Flimmerzellen, T. I, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVII, 1900. — Die Haarbüschel der Epithelzellen im Vas epididymis des Menschen, *Ibid.*, Bd. LIX, 1901. — *Morphologie und Biologie der Zelle,* Jena, 1904.

HAECKEL. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren,* Utrecht, 1869. — *Biologische Studien*, H. 1, Leipzig, 1870. — *Die Kalkschwämme*, Berlin, 1872.

HAECKER. — Pelagische Polychätenlarven, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII, 1897.

CL. HAMBURGER. — Beiträge zur Kenntnis von *Trachelius ovum*, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. II, 1903. — Zur Kenntnis der Dunaliella salina u. s. w., *Ibid.*, Bd. V, 1905.

HAMLYN-HARRIS. — Die Statocysten der Cephalopoden, *Zool. Jahrbücher*, *Abth. f. Anat.*, Bd. XVIII, 1903.

HAMMAR. — Ueber Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Anat. Abt.*, Suppl. Bd., 1897.

HATSCHEK. — Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden, *Arbeiten a. d. zool. Inst. Wien*, Bd. I, 1878.

R. HEIDENHAIN. — Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut, *Arch. f. ges. Physiol.*, Suppl. Bd., 1888.

M. HEIDENHAIN. — Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen, *Anat. Anzeiger*, Bd. XVI, 1899. — Ueber die Struktur der Darmepithelzellen, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LIV, 1899 *b*. — Ueber eine eigentümliche Art u. s. w. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LIV, 1899 *c*.

— et COHN. — Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos. *Morphol. Arbeiten*, Bd. VII, 1897.

HEIDER. — *Arb. d. zool. Inst. Wien*, Bd. VI, 1886 (cité par Bidder).

HENNEGUY. — *Leçons sur la Cellule*, Paris, 1896. — Sur le rapport des cils vibratiles avec les centrosomes, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVI et *Arch. d'Anat. micr.*, t. I, 1898. — *Les Insectes*, Paris, 1904.

HENRY. — Phénomènes sécrétoires dans l'épididyme des Mammifères, *Bibliogr. anatomique*, 1898. — Étude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs, *Arch. d'anat. micr.*, t. III, 1900.

HENSEN. — Ueber das Auge einiger Cephalopoden, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV, 1865.

HERMANN. — Beiträge zur Histologie des Hodens, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIV, 1889.

O. HERTWIG. — *Die Zelle und die Gewebe*, Bd. I, Jena, 1893.

R. HERTWIG. — Ueber Microgromia socialis, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. X, 1874.

R. HERTWIG und LESSER. — Ueber Rhizopoden und denselben nahestehenden Organismen, 3e Th. Heliozoa, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. X., Suppl., 1874.

HESSE. — Quelques particularités de la spermatogénèse chez les Oligochètes, *Arch. de zool. expér.*, 4e série, t. X, 1909. — Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes, *Ibid.*, 5e série, t. III, 1909.

R. W. HOFFMANN. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Oligochaeten, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXIV, 1899.

E. HOLMGREN. — Ueber die « Trophospongien » der Nebenhodenzellen und der Lebergangzellen von Helix pomatia, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXII, 1902. — Beiträge zur Morphologie der Zelle, *Anat. Hefte*, H. 75, Bd. XXV ; H. 1, 1904.

N. HOLMGREN. — Studien über Cuticularbildungen. 1, Ueber Cuticularbildungen bei Chaetoderma nitidulum, Lov. *Anat. Anz.*, Bd. XXII, 1903.

HOLZ. — Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen bei *Nematus*, *Anat. Hefte*, Bd. XXXIX, 1909.

HOOGENRAAD. — Einige Beobachtungen an Vampyrella lateritia Leidy, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. VIII, 1907.

HOYER. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors *Colpidium Colpoda St*, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LIV, 1899.

JIJIMA. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (Tricladen), *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XL, 1884.

JKEDA. — Ueber das Epithel im Nebenhoden des Menschen, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXIX, 1906.

JACOBI. — Anatomisch.-histol. Untersuchungen der Polydoren der Kieler Bucht, *Inaug. Diss.*, Weissenfelds, 1883 (cité par Erhard).

JAHN. — Myxomycetenstudien, 3° Kernteilung und Geisselbildung bei den Schwärmern von Stemonitis flaccida List, *Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft*, Bd. XXII, 1904.

JANSSENS. — Les branchies des Acéphales, *La Cellule*, t. IX, 1893.

JELENIEWSKI. — Zur Morphologie und Physiologie des Epithels des Nebenhodens, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXIV, 1904.

JOHNSON. — A Contribution to the Morphology and Biology of the Stentor, *Journ. of Morphology*, vol. VIII, 1893.

JONKOWSKI. — Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Konjugation bei den Ciliaten, *Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg*, N. F. Bd. VI, 1898 (cité par Schuberg, 1905).

JOSEPH. — Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. *Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien*, Bd XIV, 1903.

G. KLEBS. — Flagellatenstudien, T. I, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LV, 1893.

KOLACEV. — Ueber den Bau des Flimmerapparats, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXVI, 1910.

KÖLSCH. — Untersuchungen über die Zerfliessungserscheinungen der Ciliaten Infusorien, *Zool. Jahrbücher, Anat.*, Bd. XVI, 1902.

KOLTZOFF. — Ueber formbestimmende elastische Gebilde in den Zellen, *Biol. Centralblatt*, Bd. XXIII, 1903.

KUNSTLER. — Contribution à l'étude des Flagellés, *Bull. de la Soc. zoolog. de France*, vol. VII, 1882.

— et GRUVEL. — Sur quelques formations particulières de la cavité générale des Ophélies, *Arch. d'Anat. micr.*, t. II, 1898.

LANDOIS. — *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, 1881.

LANG. — Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel, *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd. XI, 1884. — *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere*, Protozoa, 2. Aufl., Jena, 1901.

LAUTERBORN. — Protozoen-Studien, III, T. Ueber eine Süsswasserart der Gattung *Multicilia* Cienkowsky (*M. lacustris* nov. sp.) etc. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LX, 1895. — Protozoen-Studien, IV T., Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins, *Ibid.*, Bd. LXV, 1899.

LÉGER. — Bactéries parasites de l'intestin des larves de Chironome, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXIV, 1902.

LENHOSSÈK. — Ueber Spermatogenese bei den Säugetieren, *Vorl. Mitt.*, Tübingen 1887. — Ueber Flimmerzellen, *Verh. d. Anat. Gesellschaft*, 1898.

LEYDIG. — Ueber Paludina vivipara, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. II, 1850. — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, 1857.

LÖFFLER. — Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen insbesondere ihrer Wimperhaare und Geisseln, *Centralbl. f. Bakteriol.*, Bd. VI, 1889.

LUTHER. — Die Eumesostominen, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXXVII, 1904.

MAC KINNON et VLÉS. — On the Optical Properties of Contractile Organs, *Journ. of the roy. microsc. Society*, 1908.

MAIER. — Ueber den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. II, 1903.

MARCHI. — Beobachtungen über Wimperepithel, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. II, 1866.

MAUPAS. — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés, *Arch. de zool. expérim.*, 2e série, t. I, 1883.

MAZIARSKI. — Recherches cytologiques sur les organes segmentaires des Vers de terre, *Arch. polonaises des sc. biolog. et médic.*, vol. II, 1903.

METALNIKOFF. — Sipunculus nudus, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXVIII, 1900.

METSCHNIKOFF. — Ueber die Verdauungsorgane einiger Süsswasserturbellarien, *Zoolog. Anzeiger*, I, 1878. — Ueber die intracellulare Verdauung bei Cœlenteraten, *Ibid.*, III, 1880.

MEVES. — Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. L, 1897. — Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen, *Anat. Anz.*, Bd. XIV, 1897. — Ueber das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte, *Verh. Anat. Ges.*, 1898. — Ueber den Einfluss der Zelleilung auf den Secretionsvorgang an der Niere der Salamanderlarve, *Festschr. Kupffer*, 1899. — Ueber den von v. la Valette Saint-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LVI, 1900. — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina and Pygaera, *Ibid.*, Bd. LXI, 1902.

ED. MEYER. — Zur Anatomie und Histologie von Polyophthalmus pictus Clap, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXI, 1882.

MINCHIN. — The Relation of the Flagellum to the Nucleus in the Collar-Cells of calcareous Sponges, *Zool. Anz.*, Bd. XXXV, 1909.

MITROPHANOW. — Observations sur la structure, le développement et le mode d'action des trichocystes des Paramoecies, *Travaux du lab. de zool. de l'Univ. de Varsovie*, livr. XXXII, 1903 (en russe), et *C. R. Section de biol. de la Soc. des Natur. de Varsovie*, n° 13, 1903. — Note sur les corpuscules basaux des formations vibratiles, *Arch. de zool. expér. et génér.* [4], vol. II, Notes et Revue, 1904.

MOORE. — Some points in the Spermatogenesis of Mammalia, *Intern. Journ. of Anat.*, vol. XI, 1894.

MOREAUX. — Sur les éléments épithéliaux ciliés et glandulaires de la trompe utérine chez les Mammifères, *Bibliogr. anat.*, t. XIX, 1910. — Sur la structure et la fonction sécrétoire de l'épithélium de la trompe utérine chez les Mammifères, *C. R. Soc. Biologie*, t. LVIII, 1910. — Sur l'existence de phénomènes sécrétoires dans l'épithélium de la trompe utérine chez les Mammifères et leur cause, *C. R. Assoc. des Anatomistes*, Paris, 1911. — *Recherches sur la fonction*

glandulaire de la trompe utérine des Mammifères, thèse de doct. en méd., Nancy, 1912 et *Arch. d'Anat. micr.*, 1913.

NICOLAS. — Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle, *Intern. Monatschr. f. Anat.*, Bd. VIII, 1891.

NUSSBAUM. — Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIV, 1877.

PANETH. — Ueber die sezernierenden Zellen des Drüsenepithels, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXI, 1888.

PATTEN. — Eyes of Molluscs and Arthropods, *Mitth. a. d. zool. Stat. zu Neapel*, Bd. VI, 1886.

PÉNARD. — La *Multicilia lacustris* et ses flagelles, *Revue suisse de zoologie*, 1903.

PERTY. — *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen*, Bern, 1852 (cité par Erhard).

PLENGE. — Ueber die Verbindungen zwischen Geissel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten u. s. w., *Verhandl. d. naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg*, N. F., Bd. VI, 1898-1901.

WERA POLOWZOW. — Ueber kontraktile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXIII, 1904.

POSNER. — Ueber den Bau der Najadenkieme, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XI, 1875.

PRENANT. — Sur le protoplasma supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme), *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, t. XXXIV et XXXV, 1898-99. — Les cellules ciliées et les cellules muqueuses dans l'épithélium œsophagien du Triton, *C. R. Soc. biologie*, 1905. — Formes intermédiaires entre les cellules ciliées et les cellules muqueuses dans l'épithélium œsophagien du Triton, *Ibid.* — Notes cytologiques. Les cellules ciliées et les cellules muqueuses dans l'épithélium œsophagien du Triton, *Arch. d'anat. micr.*, t. VII, 1905. — Sur les cellules ciliées et muqueuses dans l'épithélium bronchique de l'Homme, *C. R. Soc. biologie*, 1907.

PROWAZEK. — Protozoen Studien, *Arb. a. d. zool. Inst. Wien*, Bd. XII, 1901.

PÜTTER. — Studien über Thigmotaxis bei Protisten, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Physiol. Abth.*, Suppl. Bd. 1899. — Die Reizbeantwortungen der ciliaten Infusorien, *Zeitschr. f. allgem. Physiol.*, Bd. III, 1904.

RABL-RÜCKHARD. — Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen, *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1868.

ROTHERT. — Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten, *Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft*, Bd. XII, 1894.

RUSCHHAUPT. — Beitrag zur Entwickelung der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola, *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XVIII, 1885.

SCHAUDINN. — Ueber den Zeugungskreis von Paramœba Eilhardi n. g. n. sp., *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1896.

SCHEWIAKOFF. — Beiträge zur Kenntniss der holotrichen Ciliaten, *Bibliotheca zoologica*, 1889.

O. SCHMIDT. — Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und A. clathrus, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIV, 1877.

C. K. SCHNEIDER. — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*, Jena, 1902.

SCHOUTEDEN. — Notes sur quelques Flagellés, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. IX, 1907.

SCHUBERG. — Ueber Cilien und Trichocysten einiger Infusorien, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. VI, 1905.

FR. E. SCHULTZE. — Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta, *Verh. d. Anat. Gesellschaft*, 1896.

SELENSKY. — Untersuchungen über die sogen. Urnen der Sipunculiden, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XC, 1908.

SELIGO. — Untersuchungen über Flagellaten, *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Bd. IV, 1887.

SHAW. — Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia, *Ber. d. deutschen bot. Gesellsch.*, Bd. XVI, 1898.

SIMROTH. — Zur Kenntnis des Bewegungsapparates der Infusionsthiere, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XII, 1876.

Sochaczewer. — Das Riechorgan der Landpulmonaten, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXV, 1881 (cité par Erhard).

Sommer. — Ueber Macrotoma plumbea, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLI, 1885 (cité par Erhard).

Spengel. — Die Enteropneusten des Golfes von Neapel, *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd. XVIII, 1893.

Steuer. — Ueber eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale grande von Triest. *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. III, 1904.

Strasburger. — *Studien über Protoplasma*, Jena, 1876. — *Histologische Beiträge*, H. 4, Jena, 1892. — H. 6, Jena, 1900.

Stuart. — Ueber die Entwicklung einiger Opisthobranchier, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV, 1865. — Ueber die Flimmerbewegung, *Inaug. Diss.*, Dorpat, 1867 (cité par Erhard).

Studnicka. — Ueber die intracellularen Verbindungen, den sogenannten Cuticularsanm und den Flimmerbesatz der Zellen, *Sitz.-Ber. d. k. Böhm. Ges. d. Wiss.*, Jahrg. 1898; Prag, 1899. — Ueber Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage, *Ibid.*, Jahrg. 1899; Prag, 1900.

v. Thanhoffer. — Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten, *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. VIII, 1873. — *Grundzüge der vergleichenden Physiologie und Histologie*, 1885.

Tönniges. — Die feineren Bauverhältnisse von *Opalina ranarum. Sitz. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg*, 1898.

Valentin. — « Flimmerbewegung » in *Wagners Handwörterbuch der Physiologie*, Bd. I, 1842.

Verworn. — *Physiologie générale*, trad. franç., 1900.

Vignon. — Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus*, *C. R. Acad. d. Sc.*, t. CXXVII, 1899. — Les cils vibratiles, *Bull. de la Soc. zool. de France*, 1900. — Sur la signification des granulations basilaires des cils, *C. R. Acad. d. Sc.*, t. CXXXI, 1900. — Différenciations cytoplasmiques; cils vibratiles et cuticules, *Arch. de zool. expér.*, [3], t. VIII, Notes et Revue, 1900. — Recherches de cytologie générale sur les épithéliums, *Arch. de zool. expér.*, 1901.

Vlès. — Sur la biréfringence apparente des cils vibratiles, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVI, 1908. — *Propriétés optiques des muscles*, Thèse de doct. ès sc., Paris, 1911.

— et Mac Kinnon. — Sur les propriétés optiques de quelques éléments contractiles, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVII, 1908.

Vosmaer et Pekelharing. — *Tijdschr. Nederl. Dierk.*, Ver. II, Deel. 4, 1893 (cité par Bidder).

Wallengren. — Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien, *Zool. Jahrbücher, Anat.*, Bd. XV, 1902. — Zur Kenntnis der Flimmerzellen, *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, Bd. V, 1905.

Wasielewsky et Hirschfeld. — Untersuchungen über Kulturamoeben, *Abhandl. d. Heidelb. Akad. d. Wiss.*, 1910 (cité par Alexeieff).

Webber. — The Development of the Antherozoids of Zamia, *Botan. Gazette*, vol. XXIII, XXIV, 1897. — Notes on the Fecondation of Zamia and the pollentube Apparatus of Ginkgo, *Ibid.*

Whitmore. — Studien über Kulturamoeben aus Manille, *Arch. f. Protistenkunde*, Bd. XXII, 1911.

Wiedersheim. — Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut, *Fest. der LVI. Versamm. deutscher Naturforscher u. Aerzte*, Freiburg, 1884.

Wiemer. — Ueber den Mechanismus der Fettresorption, *Inaug. Diss.*, Bonn, 1884.

G. Wolff. — Die Cuticula der Wirbeltierepidermis, *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXIII, 1889.

Woltereck. — Trochophora studien. 1. Ueber d. Hist. der Larve und die Entstehung des Annelids bei den Polygordiusarten der Nordsee, *Zoologica*, 1902.

ZACHARIAS. — Experimentelle Untersuchungen über Pseudopodienbildung, *Biol. Centralblatt*, Bd. V, 1885. — Ueber die amoeboiden Bewegungen der Spermatozoen von Polyphemus pediculus, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1885.

ZAWARYKIN. — Ueber die Fettresorption im Dünndarm, *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. XXXI, 1883.

W. ZENKER. — Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. II, 1866.

K. W. ZIMMERMANN. — Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LII, 1898.

Les formations aponévrotiques
de la
région ptérygo-maxillaire chez l'Homme
et chez quelques Mammifères [1]

PAR

André HOVELACQUE et **Maurice VIRENQUE**

SINGE

Chez *Macacus rhesus* la disposition de la région est très semblable à celle que l'on trouve chez l'homme. Le squelette ne présente que peu de choses à signaler, toutes choses du reste connues. Le bord antérieur de la ptérygoïde tombe presque vertical, il en résulte que l'arrière-fond de la fosse ptérygo-maxillaire est très réduit, et ceci va bien avec ce fait signalé par Weber que chez les petits singes la fosse ptérygoïdienne est bien plus creusée en avant et en haut que chez l'homme : l'aile interne de la ptérygoïde est assez peu développée, relativement moins que chez l'homme; l'aile externe par contre est très développée, elle est rectangulaire, sensiblement plus longue que haute, son bord postérieur est vertical, son bord antérieur adhère au maxillaire sur une grande hauteur. L'aile externe se continue très loin en arrière, elle se prolonge en arrière et en dehors du trou ovale, jusqu'au trou épineux masquant complètement ces orifices quand on regarde le crâne par sa face externe. En haut au point où l'aile externe se continue avec le plan sous-temporal, elle est creusée d'un orifice assez étendu ; cet orifice laisse passer les nerfs temporo-

1. Voir le n° de septembre-octobre.

massétérin, temporal profond moyen, et temporo-buccal, c'est là en somme le porus-crotaphitico-buccinatorius de Hyrlt. Cet orifice est souvent simple, dans d'autres cas au contraire il est subdivisé et les trois nerfs s'engagent dans des orifices différents plus ou moins écartés les uns des autres; lorsqu'il existe plusieurs orifices, celui par lequel sort le temporo-buccal est situé peu en arrière du tubercule sphénoïdal. Dans la moitié des cas environ les deux nerfs postérieur et moyen passent par un même orifice, l'antérieur passe par un orifice spécial situé notablement en avant. Weber signale à la face interne de l'aile externe chez les petits singes, tels que Macacus rhesus et Cynocephalus hamadryas une gouttière quelquefois transformée en canal pour les branches descendantes du nerf masticateur; cette gouttière ne nous a pas paru constante, nous ne l'avons pas trouvée sur les sujets que nous avons disséqués. Nous avons vu que ce type simiesque de l'apophyse ptérygoïde pouvait se rencontrer dans quelques cas rares chez l'homme.

Le muscle ptérygoïdien externe prend origine par des fibres charnues entremêlées de quelques fibres aponévrotiques sur toute la face externe de l'aile externe. Le muscle se porte en dehors un peu en arrière et va se fixer sur le col du condyle du maxillaire inférieur, dans une fossette très peu profonde qui se continue en bas avec le bord postérieur de l'échancrure sigmoïde; les insertions du ptérygoïdien externe se continuant au-dessous de l'échancrure sigmoïde, en une mince lamelle charnue.

Le *muscle ptérygoïdien interne* prend origine comme chez l'homme dans la fosse ptérygoïdienne, sur la face interne de l'aile externe et sur la face externe de l'aile interne; la face interne de l'aile externe est très fortement excavée; la face externe de l'aile interne est également excavée, mais la fosse ne s'étend pas à toute l'étendue de l'os et reste limitée à sa partie supérieure. L'origine est en tout semblable à celle que le muscle prend chez l'homme, c'est-à-dire qu'elle se fait par des fibres charnues dans le fond de la fosse et qu'il existe une lame aponévrotique très nette sur chacune des faces du muscle.

Dans son ensemble le muscle a une forme quadrilatère, avec un bord antérieur et inférieur très légèrement oblique en bas et en

arrière et au contraire un bord postérieur et supérieur très fortement oblique dans la même direction. Le muscle est situé dans un plan plus transversal que chez l'homme.

L'insertion se fait par des fibres charnues entremêlées de pinceaux aponévrotiques à la face interne du maxillaire inférieur près de l'angle, sur un champ triangulaire longeant par deux de ses bords les bords postérieur et inférieur de l'os, la base du triangle passant en arrière et au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire.

Le *muscle temporal* par ses insertions reste très élevé, se fixant à la face interne de la coronoïde et à la partie immédiatement sous-jacente de la branche montante n'affectant aucun rapport avec la région.

Le *muscle mylo-hyoïdien* est en tout semblable à celui de l'homme.

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 4, Pl. XXII).

Chez *Macacus rhesus* l'aponévrose dans son ensemble se rapproche beaucoup de celle de l'homme, la variation de forme la plus importante est apportée par la très forte saillie en arrière de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, qui échancre fortement l'aponévrose, supprimant son quart supérieur et antérieur.

Bord antérieur. — Le bord antérieur présente deux segments, un segment supérieur qui prend une insertion osseuse, un segment inférieur qui est libre. Le premier segment s'insère au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, puis se coudant il se porte horizontalement en avant, s'insérant, très faiblement du reste, au tiers postérieur du bord inférieur de l'aile externe. Le deuxième segment est libre, comme chez l'homme, le bord antérieur semble là sous-tendu par le nerf lingual; il est très fortement oblique en bas et en avant, pour venir se terminer sur la face supérieure du muscle mylo-hyoïdien, très peu en arrière de la dernière molaire.

Bord inférieur. — Le bord inférieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne épais et résistant, se fixe comme chez l'homme. Partant

du tiers moyen du bord postérieur de la branche montante, il se porte obliquement en bas et en avant, atteignant le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien; il le contourne pour passer sur la face supérieure et interne du muscle où il se termine, un en point situé au-dessous et un peu en arrière de la dernière grosse molaire. Dans son trajet le bord inférieur de l'aponévrose passe au-dessous de l'orifice du canal dentaire et, à ce niveau, donne une expansion très épaisse, nacrée, formée de fibres parallèles entre elles et très légèrement obliques en haut et en avant; c'est là le prolongement mylo-hyoïdien qui, très étendu, se porte obliquement en bas en avant sur une longeur de 1 cent. 5 recouvrant le nerf mylo-hyoïdien qu'il accompagne à la face inféro-externe du muscle mylo-hyoïdien.

Bord supérieur. — Le bord supérieur est très court il mesure deux centimètres à peine, il est très légèrement oblique en avant et en dedans. Son insertion part en avant de l'extrémité supérieure du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, elle se porte en dedans en contournant l'extrémité antérieure du trou ovale, se réfléchissant plus ou moins fortement suivant que l'aile externe s'étend plus ou moins en arrière; le bord supérieur se fixe ensuite sur une longueur de 5 millimètres en dedans du trou ovale et du trou petit rond, à la face inférieure des racines de la grande aile du sphénoïde; enfin, se portant un peu en dehors, il se fixe sur toute l'étendue de la scissure de Glaser. Chez *Macacus rhesus* nous n'avons pas trouvé trace d'épine du sphénoïde.

Bord postérieur. — Le bord postérieur est libre, il est représenté par un épaississement de l'aponévrose, ligament maxillo-glasérien en tout semblable à celui de l'homme; ce ligament est très fort, c'est là la partie la plus forte de l'aponévrose. Le bord postérieur de l'aponévrose limite une boutonnière rétro-condylienne dont la lèvre externe est formée par le ligament interne de l'articulation temporo-maxillaire. Chez le singe comme chez l'homme, les vaisseaux maxillaires internes et le nerf auriculo-temporal s'engagent dans cette boutonnière.

Face interne. — La face interne de l'aponévrose est irrégulièrement quadrilatère, avec une forte encoche au niveau de son quart

antérieur et supérieur, due à la saillie de l'aile externe de la ptérygoïde. La face interne de l'aponévrose est d'une épaisseur égale dans toute son étendue, sauf au niveau du quart postérieur et supérieur où son épaisseur est notablement plus grande; dans cette région cependant l'aponévrose laisse encore deviner les nerfs situés en avant d'elle. La zone renforcée forme un ligament maxillo-sphéno-glasérien plus large à sa partie supérieure qu'à sa partie inférieure, son bord postérieur tombe presque vertical limitant la boutonnière rétro-condylienne; son bord antérieur est oblique en bas en avant; le ligament maxillo-sphéno-glasérien est formé de cordelettes fibreuses partant de la scissure de Glaser et de la partie toute postérieure de la face inférieure de la grande aile du sphénoïde, et allant s'insérer à la partie moyenne du bord postérieur de la branche montante et plus en avant au tiers postérieur de la face interne de la branche montante; c'est là le segment postérieur du bord inférieur de l'aponévrose.

Cette zone renforcée de l'aponévrose répond exactement à toute la partie non recouverte par le muscle ptérygoïdien interne. Le bord postérieur du muscle en effet se porte obliquement en bas et en arrière, laissant à nu au-dessus de lui le quart postérieur de l'aponévrose. Ce n'est pas là la seule partie renforcée de l'aponévrose. Il existe en effet une surface étroite, allongée d'avant en arrière le long de la moitié antérieure du bord inférieur, venant se continuer en arrière avec le champ postérieur renforcé. Cette surface étroite est limitée en bas par le bord inférieur de l'aponévrose. Se continuant en bas avec le bord supérieur du prolongement mylo-hyoïdien, elle se prolonge en haut jusqu'au bord supérieur de l'orifice d'entrée du canal dentaire. Cette surface renforcée masque en partie le nerf dentaire au moment où il pénètre dans le canal osseux.

En examinant la face interne de l'aponévrose on aperçoit un certain nombre de nerfs, les uns à nu en dedans de l'aponévrose, les autres par transparence au travers de l'aponévrose.

Le nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose, juste au-dessous de la base du crâne, immédiatement en arrière du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde; il n'y a pas là de for-

mation analogue au ligament de Civinini. Les autres nerfs ne sont vus que par transparence ; le lingual très apparent suit d'abord le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, plus bas il suit la portion libre du bord antérieur de l'aponévrose pour atteindre l'angle antérieur et inférieur. Le lingual reçoit sur sa face postérieure, à la hauteur de l'angle postéro-inférieur de l'aile externe de la ptérygoïde, la terminaison de la corde du tympan. La corde qui semble émerger du tiers antérieur de la scissure de Glaser atteint le nerf lingual sous un angle très aigu.

Le dentaire inférieur se voit moins nettement, il descend en arrière du lingual mais beaucoup plus vertical que lui ; au moment où il s'engage dans son canal osseux il est masqué par la partie inférieure renforcée de l'aponévrose. Sur le bord postérieur du dentaire inférieur, peu au-dessus du bord inférieur de l'aponévrose, on voit naître le nerf mylo-hyoïdien qui se porte en bas en avant, et qui sera presque entièrement masqué par le prolongement inférieur de l'aponévrose sur le sillon mylo-hyoïdien.

Prolongement lingual. — De l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose sur la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien part un prolongement lingual en tout comparable à celui de l'homme.

Lame ptérygo-temporo-maxillaire (fig. 9, p. 624).

Chez les petits singes l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde se porte très loin en arrière, masquant en dehors le trou ovale, nous l'avons déjà vu. Nous avons également vu que les trois nerfs temporaux s'engagent dans un orifice osseux unique ou divisé creusé à la base de l'aile externe. La lame ptérygo-temporo-maxillaire est forcément très réduite, d'autant plus réduite que l'aile externe se porte plus en arrière. Cette lame est représentée ici par une mince couche de fibres presque horizontales formant une aponévrose de forme trapezoïdale. La petite base de la lame est supérieure, elle se fixe à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde et atteint le bord antérieur du condyle du temporal; le bord antérieur se fixe

sur le bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde; le bord postérieur s'insère sur le col du condyle en dedans des insertions du ptérygoïdien externe; l'extrémité supérieure de ce bord se fixe comme chez l'homme à la capsule de l'articulation temporo-maxillaire. Le bord inférieur de la lame est libre et horizontal. Cette lame ptérygo-temporo-maxillaire prolonge la direction de l'aile

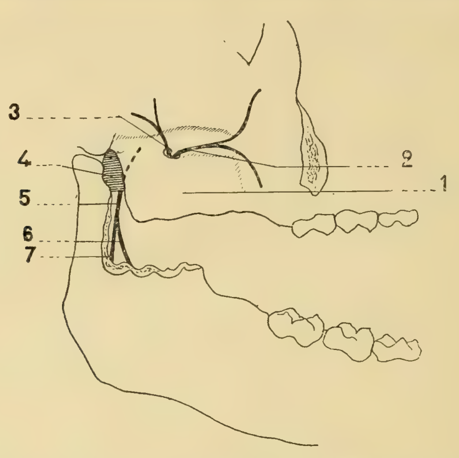


Fig. 9. — Vue externe de la lame ptérygo-temporo-maxillaire chez le Singe. — 1. L'aile externe de l'apophyse ptérygoïde très développée, masquant le trou ovale et le trou petit rond. — 2. Le tronc temporo-buccal sortant par un orifice osseux creusé à la base de l'aile externe de la ptérygoïde. — 3. Le tronc temporo-massetérin. — 4. L'aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire prolongeant en arrière l'aile externe de la ptérygoïde. — 5. Le dentaire inférieur et le lingual accolés. — 6. Le nerf lingual. — 7. Le nerf dentaire inférieur.

externe de la ptérygoïde; ses rapports avec les nerfs sont un peu différents de ce qu'ils sont chez l'homme, ceci tenant aux proportions plus grandes de l'aile externe. Nous avons déjà vu les nerfs temporaux perforer l'aile externe; chez l'homme ils passaient au-dessus du bord supérieur de l'aponévrose dans sa partie antérieure. Le nerf dentaire inférieur et le lingual sont d'abord masqués par l'aile externe. Rappelons que Weber a signalé une gouttière osseuse à ce niveau; comme les nerfs se portent un peu obliquement en bas et en arrière, ils sont masqués par l'aponévrose à la partie inférieure de celle-ci.

LAME VASCULAIRE (fig. 5, Pl. XXIII).

Chez *Macacus rhesus* la disposition est très comparable à ce que l'on voit chez l'homme; ce qui est aisé à comprendre, les vaisseaux et les nerfs ayant à quelque particularité près la même disposition.

Sur les 4 pièces que nous avons disséquées nous avons toujours trouvé l'artère maxillaire interne de variété superficielle; cette artère est toujours extrêmement petite: elle pénètre dans la boutonnière rétro-condylienne avec des veines et le nerf auriculo-temporal, tout le paquet vasculo-nerveux étant entouré d'une lame celluleuse. Dès qu'elle a franchi la boutonnière l'artère pénètre comme chez l'homme dans l'épaisseur d'une lame fibreuse sagittale qui tapisse la branche montante du maxillaire inférieur et qui se continue en haut formant le septum sigmoïdale; l'artère chemine dans l'épaisseur de la lame se portant presque horizontalement en avant; elle sort de la lame au niveau de son bord antérieur un peu au-dessous d'un plan horizontal passant par le point le plus déclive de l'échancrure sigmoïde. A ce niveau l'artère apparaît au bord inférieur du muscle ptérygoïdien externe, au niveau de son quart externe; elle change de direction, se place sur la face superficielle du muscle et gagne l'arrière-fond de la fosse ptérygo-maxillaire qui chez le singe est très petit et ne s'étend pas très bas. Dans son trajet l'artère maxillaire interne est accompagnée d'un petit plexus veineux. Parmi les nerfs, le temporo-buccal est le seul qui entre en rapport avec l'artère; il émerge hors de l'aile externe tout contre la base du crâne, il se divise en ses deux branche terminales avant d'atteindre l'artère; le buccal va la croiser, il passe en arrière d'elle comme il le fait d'une façon presque constante chez l'homme; le temporal profond antérieur reste plus élevé; les autre nerfs, temporal profond moyen, temporal profond postérieur, sont au-dessus de l'artère, tous deux se portant en haut vers la fosse temporale; le temporo-massérin se comporte de même plus en arrière.

Les branches collatérales de la maxillaire interne sont semblables à celles de l'homme, il suffit d'insister sur la temporale profonde

moyenne qui apparaît hors de la lame externe au-dessus du tronc de la maxillaire interne. L'artère temporale profonde moyenne est aussi grosse que la maxillaire interne; croisant la face superficielle du muscle ptérygoïdien externe, elle atteint la fosse temporale en arrière du nerf temporal profond moyen et le croise pour se placer en avant de lui; l'artère massétérine naît de la temporale profonde moyenne.

La lame vasculaire qui est drainée par les vaisseaux et qui masque les nerfs, paraît, dans son ensemble, proportionnellement moins étendue que chez l'homme; cette diminution d'étendue tient uniquement au grand dévoppement de l'aile externe de la ptérygoïde.

Comme chez l'homme on peut reconnaître trois segments à la lame vasculaire. Tout d'abord une lame continue située en arrière du ptérygoïdien externe, lame qui tapisse le plan sous-temporal et qui plus bas vient masquer les aponévroses décrites précédemment. Chez l'homme ce segment est en arrière de l'aile externe de la ptérygoïde; chez le singe elle est en arrière et au-dessous d'elle, vu le grand développement de la lame osseuse. La seconde lame fibreuse est sagittale, elle tapisse la face interne de la branche montante du maxillaire. La troisième formation est drainée par l'artère temporale profonde moyenne, elle cache comme chez l'homme la moitié externe de la face antérieure du muscle ptérygoïdien externe, contribuant à former sa loge.

La lame vasculaire située en arrière du muscle ptérygoïdien externe présente à étudier quatre bords.

Le *bord antérieur* : se confond absolument avec le bord antérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne proprement dite.

Le *bord inférieur* : chemine horizontalement d'arrière en avant à la face interne de la branche montante du maxillaire inférieur en passant au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire, il va à sa partie antérieure rejoindre le prolongement lingual.

Le *bord supérieur* est très court, il commence au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde et, longeant le bord externe du plan sous-temporal, il chemine à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde, en dehors du trou ovale quand celui-ci n'est pas masqué par l'aile externe. Le bord supérieur vient se terminer à la

partie antérieure de la racine transverse du zygoma rejoignant le bord postérieur de l'aponévrose. Les nerfs temporaux moyen et postérieur n'apparaissent pas au bord supérieur de la lame comme chez l'homme, ils sont en avant d'elle au niveau de l'aile externe de la ptérygoïde.

Le *bord postérieur et externe* est très court, il se fixe sur l'extrémité interne du condyle du maxillaire, puis sur le bord interne du col du condyle en dedans des insertions du ptérygoïdien externe, puis oblique en bas en avant il passe sous l'échancrure sigmoïde et rejoint le bord inférieur.

L'aspect de la face externe de la lame vasculaire est beaucoup plus simple que chez l'homme et on ne peut y reconnaître plusieurs zones. Mince et celluleuse dans toute son étendue, elle masque dans sa partie supérieure les branches collatérales de la maxillaire interne; dans sa partie inférieure elle laisse apercevoir par transparence les nerfs lingual et dentaire inférieur. Nous avons déjà signalé à plusieurs reprises que les nerfs temporaux n'avaient aucun rapport avec elle.

Lame externe. — La disposition de cette lame est absolument comparable à ce que nous avons trouvé chez l'homme. Il existe une lame sagittale tapisssant la face interne de la branche montante, et se continuant au niveau de l'échancrure sigmoïde de façon à former la couche profonde du septum sigmoïdale; l'artère maxillaire interne (que nous avons toujours trouvée de variété superficielle sur les pièces que nous avons disséquées) est dans l'épaisseur de cette lame au-dessous de l'échancrure sigmoïde.

Comme chez l'homme encore, nous trouvons une autre lame triangulaire, qui se détache de la partie supérieure du bord antérieur de la lame externe. Cette lame triangulaire se coude presque à angle droit sur la précédente en se rabattant sur la moitié externe de la face antérieure du ptérygoïdien externe. Le bord libre de cette lame triangulaire contient l'artère temporale profonde moyenne; comme l'artère le bord libre est tendu obliquement en haut en dedans, un peu en avant depuis la face interne de la branche montante jusqu'à la crête temporale à la hauteur du nerf temporal profond moyen. Le bord supérieur de la lame répond à la crête

temporale, le bord externe à l'échancrure sigmoïde. La lame de l'artère temporale profonde moyenne forme comme chez l'homme, le plan superficiel d'une loge incomplète où se trouve le muscle ptérygoïdien externe; le plan profond de la loge est formé par la lame vasculaire proprement dite.

A la jonction des deux bords supérieur et externe de la lame ptérygoïdienne existe une arcade aponévrotique, tendue du maxillaire inférieur à la crête temporale, le tronc temporo-massétérin apparaît au-dessus de cette arcade, sur cette arcade s'insèrent quelques fibres du muscle temporal; le tronc nerveux se divise aussitôt en ses deux branches terminales, nerf temporal profond postérieur très grêle, et nerf massétérin qui se porte vers l'échancrure sigmoïde, perfore ensuite le muscle temporal (fig. 10, page 628), laissant en avant de lui toutes les fibres qui viennent de la fosse temporale, laissant en arrière de lui un petit faisceau qui se détache de la face interne de l'arcade zygomatique.

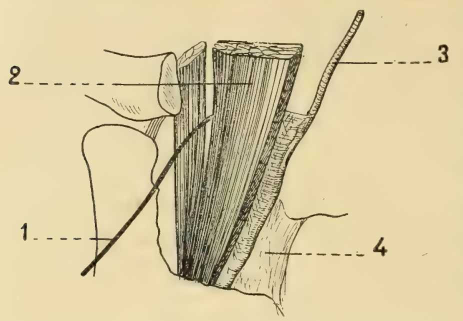


Fig. 10. — 1. Le nerf massétérin passe dans une boutonnière musculaire formée par (2) le temporal. — 3. L'artère temporale profonde moyenne comprise dans un repli de la lame vasculaire. — 4. La lame vasculaire.

*
* *

Chez les animaux que nous allons étudier maintenant, la disposition du squelette est toute différente : il en résulte des modifications importantes dans la disposition des muscles, et ces modifications retentiront sur les formations aponévrotiques.

Au point de vue ostéologique il faut signaler deux faits importants : d'abord chez tous les animaux carnassiers, rongeurs ou herbivores que nous avons pris comme types, la tête est très allongée, ce qui permet aux muscles de prendre une origine beaucoup plus étendue dans le sens antéro-postérieur; en second lieu la cavité orbitaire n'est pas fermée en arrière et en dehors, elle communique large-

ment avec la fosse temporale et la fosse zygomatique; on sait en effet que les primates seuls possèdent un volet sphéno-malaire, ou pour le moins un orbite muni d'un cercle osseux complet.

CHIEN

Chez le chien la cavité orbitaire n'est pas fermée en arrière et en dehors. La face externe de la grande aile du sphénoïde est tout entière dans un même plan et ne présente pas comme chez les primates deux parties : une antérieure regardant en avant et en dedans, une postérieure regardant en dehors; de plus la grande aile est prolongée en avant par la petite aile qui est dans le même plan qu'elle; il en résulte que la fosse temporale, la fosse zygomatique et la cavité orbitaire communiquent largement, disposition qui permet aux muscles et aux formations aponévrotiques de prendre une direction et des rapports totalement différents de ceux qu'ils ont chez les primates. Les trois fosses osseuses situées presque dans le même plan vertical légèrement oblique en avant et en dedans sont très incomplètement séparées les unes des autres. La cavité orbitaire proprement dite, plus ou moins excavée, est séparée en arrière de la fosse temporale, convexe, par une ligne oblique qui va de l'apophyse zygomatique du frontal à la racine antérieure de l'apophyse zygomatique du temporal, c'est la ligne orbito-temporale. Cette ligne, de par sa situation, les régions qu'elle limite, et les origines musculaires qui s'y font, pourrait être homologuée dans sa partie postérieure avec la crête temporale du sphénoïde et dans sa partie antérieure et supérieure avec la crête malaire du même os. La cavité orbitaire est séparée en bas de la fosse zygomatique ou sphéno-palatine par une autre crête, la crête orbitaire postérieure.

La crête orbitaire antérieure, partie postérieure de la ligne orbito-temporale, sépare la fosse temporale de la fosse sphéno-palatine.

Sur cette large et haute surface osseuse dont les trois segments sont mal séparés les uns des autres, on aperçoit un certain nombre d'orifices. Trois de ces orifices regardent en dehors, presque directement, à peine un peu en avant, ils sont situés juste au-dessous

de la crête orbitaire antérieure et ce sont, en allant d'avant en arrière, le trou optique, la fissure orbitaire et le trou ptérygoïdien antérieur. La fissure orbitaire représente la fente sphénoïdale, elle livre passage au moteur oculaire commun, au moteur oculaire externe et à la branche ophtalmique; le pathétique passe par cette fente lorsqu'il ne possède pas un orifice spécial situé à côté.

Le trou ptérygoïdien antérieur est l'orifice de sortie du canal ptérygoïdien creusé sagittalement à la base de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde; le trou grand rond s'ouvre dans le canal, et le nerf maxillaire supérieur, qui a traversé le canal, sort du crâne par le trou ptérygoïdien antérieur accompagné de l'artère maxillaire interne qui a cheminé dans le canal ptérygoïdien.

Deux autres orifices sont situés plus en arrière, ils regardent directement en bas et on les voit mal en examinant le crâne par sa face externe; ce sont, en allant d'avant en arrière, le trou ptérygoïdien postérieur et le trou ovale. Les deux orifices sont situés en dedans de l'articulation temporo-maxillaire, le trou ovale livre passage au nerf maxillaire inférieur et à l'artère méningée moyenne; le trou ptérygoïdien postérieur conduit dans le canal ptérygoïdien, c'est par lui que l'artère maxillaire interne pénètre dans le crâne, elle en ressortira par le trou ptérygoïdien antérieur, comme nous l'avons vu plus haut.

Le trou petit rond est le plus souvent fusionné avec le trou ovale.

Il n'existe pas de fosse ptérygoïde; il existe bien une apophyse ptérygoïde qui représente l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde de l'homme et qui, comme chez lui, se détache des racines de la grande aile au contact du corps du sphénoïde; mais cette apophyse dirigée sagittalement est fort peu développée, de plus l'os ptérygoïdien (homologue de l'aile interne de l'apophyse ptérygoïde de l'homme) est intimement accolé à la face profonde de l'apophyse, il n'y a pas de fosse entre les deux formations; c'est tout au plus si Ellenberger et Baum signalent que le bord postérieur de l'apophyse est élargi et constitue avec les grandes ailes une dépression peu accusée en forme de fosse, que l'on pourrait comparer à la fosse ptérygoïde de l'homme et de certains animaux. Si cette disposition existe quelquefois, elle n'est en tout cas pas constante.

En réalité, lorsqu'on dissèque la région, on se trouve en présence d'une lame osseuse sagittalement dirigée, très forte, de forme rectangulaire, formée de trois os accolés. L'apophyse ptérygoïde constitue le feuillet externe, mais ce feuillet externe n'occupe pas toute la hauteur de la lame osseuse, il ne répond guère qu'à sa moitié supérieure; son bord inférieur est taillé obliquement en bas en arrière, s'articulant avec la face externe des deux autres os; ce bord inférieur est épaissi surtout dans sa partie postérieure, un peu déjeté en dehors et enroulé sur lui-même.

Le feuillet interne de la lame osseuse est formé en avant par la lame verticale du palatin, en arrière par l'os ptérygoïdien qui forme le tiers postérieur du feuillet interne. Les deux os internes débordent largement en bas le bord inférieur de l'apophyse ptérygoïde, et on les voit nettement au-dessous d'elle, par la face externe. Le bord inférieur de l'os ptérygoïde est recourbé en dedans constituant le crochet ptérygoïdien; quant à la lame verticale du palatin, elle dépasse en avant l'apophyse ptérygoïde, et va s'articuler avec le frontal et le lacrymal.

Les muscles ptérygoïdiens sont au nombre de deux chez le chien, bien que Chauveau et Arloing avancent que le muscle ptérygoïdien externe fasse défaut. D'après Ellenberger et Baum, « les deux muscles sont en partie soudés entre eux; mais on peut toujours les isoler ». Il nous a semblé au contraire que, bien que très rapprochés au niveau de leur origine, les deux muscles étaient nettement distincts dans toute l'étendue de leur trajet; c'est également l'opinion de Leche.

Le *ptérygoïdien externe* (fig. 6, Pl. XXIII et fig. 7, Pl. XXIV) est un muscle peu volumineux en forme de tronc de cône à base interne ptérygoïdienne, tronc de cône irrégulier, un peu aplati de haut en bas. Le muscle se porte en dehors, pas tout à fait transversal, mais légèrement oblique en arrière vers son insertion au maxillaire inférieur. Le muscle intimement accolé à la base du crâne n'est formé que d'un seul faisceau et aucun nerf ne le traverse; nous reviendrons du reste sur son architecture.

L'origine se fait sur la lame ptérygoïdienne que nous avons vue plus haut, par des fibres charnues entremêlées de quelques

pinceaux aponévrotiques, et à la face inférieure du muscle par une lame aponévrotique; c'est cette lame qui permet la séparation facile des deux muscles ptérygoïdiens. Ces divers éléments se fixent sur le quart postérieur de la face externe de la lame ptérygoïdienne, sur l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, descendant en bas jusqu'à la ligne d'union de l'apophyse et de l'os ptérygoïdien, remontant en haut jusqu'au trou ptérygoïdien antérieur. L'origine ne se fait pas sur l'os ptérygoïdien, comme le décrivent Ellenberger et Baum. En dehors le muscle ptérygoïdien externe s'insère sur le maxillaire inférieur; cette insertion se fait sur la face interne de la branche montante juste au-dessous de l'échancrure sigmoïde et de l'apophyse condylienne, sur un champ quadrangulaire qui occupe le tiers postérieur de la branche montante. Le muscle se fixe là par une lame aponévrotique plaquée sur sa face superficielle, et en arrière de cette lame aponévrotique directement par des fibres charnues. Le ptérygoïdien externe est formé par des fibres charnues parallèles entre elles qui vont d'une extrémité à l'autre du muscle. Si on sectionne horizontalement le muscle dans le sens de sa longueur, on voit qu'elle est divisée en deux couches par une lame aponévrotique horizontalement disposée et séparant un faisceau supérieur et un faisceau inférieur; les deux faisceaux envoyant du reste des fibres à la face de la lame aponévrotique à laquelle ils sont accolés. Cette lame, qui occupe toute la largeur du muscle, n'apparaît que sous forme d'un liséré au bord antérieur et au bord postérieur. C'est peut-être là l'ébauche ou le reste de la division du muscle en deux faisceaux.

Le *ptérygoïdien interne* est un muscle très puissant, de forme trapézoïdale, avec une grande base supérieure et une petite base inférieure, un bord postérieur tombant presque verticalement; ce bord postérieur ne laisse voir en arrière de lui et à nu, qu'un faible champ aponévrotique; la partie de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne que l'on voit ici est triangulaire à base supérieure cranienne, longue de 5 millimètres, à pointe inférieure maxillaire, et à bord antérieur très fortement oblique en bas et en arrière, se rapprochant de l'horizontal.

Le muscle prend une origine *très étendue* à la base du crâne

(8 cent. 1/2 sur un chien de la taille d'un terre-neuve; 6 cent. 1/2 sur un bouledogue). Cette origine se fait par des fibres charnues entremêlées de quelques pinceaux aponévrotiques; de plus sur la face externe dans le tiers antérieur du muscle il existe une aponévrose résistante et nacrée. Ces divers éléments se fixent sur une longue surface. Cette surface commence en arrière par un champ étroit à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde. Ce champ touche en arrière au bord antérieur de la bulle tympanique; il se porte en avant, passant en dedans du trou ovale et du trou ptérygoïdien postérieur, en dehors du trou carotidien. La surface d'origine s'élargit en avant, elle répond à la partie inférieure de la face externe de la lame ptérygoïdienne, dans la région qui répond à la face externe de l'os ptérygoïdien, au-dessous de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde; ce segment de l'origine du muscle se fait donc juste au-dessous du muscle ptérygoïdien externe et le déborde un peu en arrière. L'origine se prolonge en avant sur toute la face externe de la lame ptérygoïdienne depuis son bord inférieur jusqu'à la crête orbitaire postérieure; celle-ci commence en arrière entre le trou ptérygoïdien antérieur et la fente orbitaire, passant sur le sphénoïde, au-dessous de la fente orbitaire et du trou optique pour gagner en avant de la ptérygoïde la face externe du palatin, où elle se termine près de l'échancrure maxillaire, orifice d'entrée du canal sous-orbitaire. Dans l'étendue du champ ainsi limité, sur la face externe de la lame verticale du palatin, Ellenberger et Baum signalent de petites crêtes, les lignes ptérygoïdiennes sur lesquelles se fixent fortement le muscle.

Il faut faire remarquer qu'à la partie antérieure de ses origines le muscle répond à la face interne de l'orbite.

Parti de ces origines, le ptérygoïdien interne va s'insérer à la face interne du maxillaire inférieur sur un champ rugueux de forme quadrangulaire, *limité en bas* par le bord inférieur de l'os dans les deux tiers postérieurs de la branche montante jusqu'à l'apophyse angulaire. La *limite supérieure* du champ est représentée par une ligne fictive passant un peu au-dessous du trou maxillaire postérieur (orifice d'entrée du canal dentaire). *En arrière*, le muscle s'insère jusqu'au bord postérieur de la branche montante; *en avant*,

une ligne verticale passant par le trou maxillaire postérieur laisse le champ rugueux tout entier en arrière d'elle. Sur ce large champ le muscle se fixe par des fibres charnues et par quelques cloisons aponévrotiques placées de champ; ces cloisons sont nombreuses surtout dans la partie interne du muscle. Ajoutons qu'à la partie inférieure le ptérygoïdien interne est en rappport très intime avec le masséter : celui-ci en effet très développé semble s'enrouler autour du bord inférieur de l'os et gagner sa face interne, certaines fibres s'intriquant là avec celles du ptérygoïdien interne.

Si on étudie ces muscles par la face interne après coupe sagittale de la tête, on n'aperçoit pas le ptérygoïdien externe; il est entièrement masqué par le ptérygoïdien interne et même dans cette préparation on n'aperçoit que la moitié inférieure du muscle interne. La moitié supérieure est cachée par la très forte lame osseuse ptérygoïdienne. Le muscle est si bien caché par la lame osseuse qu'en l'examinant ainsi par sa face interne on ne peut se rendre compte de la disposition du muscle, on ne peut voir combien son origine s'étend horizontalement en avant. Si on étudie les muscles par leur face externe après avoir scié le zygoma, sectionné le très gros muscle temporal et réséqué toute la partie antérieure de la branche montante du maxillaire, on voit à peine le ptérygoïdien externe, tant celui-ci est appliqué à la base du crâne.

Le *muscle temporal* ne descend pas dans la région, il s'arrête haut à la face interne de la branche montante.

Le *muscle mylo-hyoïdien* remonte très haut à la face interne de la branche montante, se rapprochant du temporal jusqu'à entrer en contact avec lui; l'extrémité postérieure de l'origine du mylo-hyoïdien est située 1 centimètre environ au-dessus du trou dentaire, sur un plan vertical passant immédiatement en avant de ce trou, à son contact.

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 6, Pl. XXIII).

L'aponévrose est presque sagittale. Vue par sa face interne, elle apparaît avec une forme irrégulièrement quadrilatère. Sur un chien de 25 kilogrammes pris comme exemple, le bord postérieur presque

vertical est haut de 2 cent. 1/2, le bord supérieur se rapprochant de l'horizontal mesure 3 centimètres ou 3 cent. 5; si on ne tient pas compte de la très grande courbe du bord antérieur et si on joint ses deux extrémités, on voit qu'elles sont séparées par une distance de 4 centimètres; si on agit de même pour le bord inférieur, on mesure 4 cent. 5.

Chez le chien comme chez tous les autres animaux à tête allongée, l'aponévrose présente un bord supérieur, un bord postérieur et un bord inférieur très comparables à ceux des primates, par contre le bord antérieur est très modifié. Le bord antérieur présente d'une façon constante deux segments, un supérieur qui embrasse dans une courbe à concavité antérieure le muscle ptérygoïdien externe, gagnant la tubérosité maxillaire, et un segment inférieur tombant plus ou moins verticalement sur le maxillaire inférieur. Cette disposition du bord antérieur tient à ce que le muscle ptérygoïdien interne s'avance notablement en avant du ptérygoïdien externe; l'aponévrose, qui d'une façon constante tapisse la totalité de la face externe du muscle, a nécessairement une insertion très antérieure. Dans certains cas et notamment chez le chien nous décrirons, comme segment supérieur du bord antérieur, une partie de la périphérie de l'aponévrose qui semble nettement continuer la direction horizontale du bord supérieur, mais il est logique d'arrêter le bord supérieur en arrière de la lame ptérygo-palatine, en arrière du ptérygoïdien externe; ceci est évident si l'on considère la disposition qui existe chez l'homme et chez les primates.

Bord antérieur. — Le bord antérieur de l'aponévrose présente deux segments. Le segment supérieur forme une arcade à concavité antérieure et supérieure partant de la base du crâne en arrière du ptérygoïdien externe et atteignant la face profonde de l'os malaire et la tubérosité maxillaire. Le bord antérieur de l'aponévrose se détache de la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en avant du trou ovale et du trou ptérygoïdien postérieur; il descend en croisant le bord postérieur du ptérygoïdien externe, puis passe à sa face inférieure; en avant du muscle le bord antérieur, presque horizontalement dirigé en avant s'insère sur le

sphénoïde au-dessus de la crête orbitaire postérieure au-dessous du trou optique; continuant son trajet en avant, le bord supérieur libre gagne la face interne du malaire. Dans ce dernier segment libre le bord supérieur de l'aponévrose semble se continuer avec l'aponévrose orbitaire; on peut cependant assez facilement isoler les deux formations. Le segment inférieur du bord antérieur se coude très fortement sur le segment supérieur, il se porte très obliquement en bas et en arrière, formant avec la verticale un angle de 30° environ; ce segment inférieur est libre et inter-maxillaire; il vient comme chez l'homme tomber sur la face interne de la branche montante du maxillaire inférieur tout près du rebord alvéolaire. L'extrémité inférieure du bord antérieur se fixe sur la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien, muscle qui chez le chien remonte très haut et très en arrière.

Bord inférieur. — Le bord inferieur de l'aponévrose est maxillaire, il part de l'union du tiers inférieur et du tiers moyen du bord postérieur de la branche montante, à 1 cm. 5 environ au-dessus de l'apophyse angulaire. Le bord inférieur file horizontalement en avant et atteint le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien, immédiatement en avant du trou dentaire au-dessous duquel le bord inférieur est passé. A ce niveau le bord inférieur se redresse sur une hauteur de 5 millimètres et, décrivant une courbe à concavité antérieure et inférieure il contourne le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien un peu au-dessous de ses origines et il vient se terminer un peu en avant sur la face supérieure et interne du muscle. Au moment où le bord inférieur de l'aponévrose atteint le trou dentaire, il donne une expansion qui va recouvrir le nerf mylo-hyoïdien l'appliquant sur l'os. Cette expansion est longue de 2 centimètres environ, elle se porte en bas et en avant; sa base qui commence en arrière du trou dentaire vient se terminer en avant juste au bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien; le prolongement s'effile en s'engageant au-dessous du muscle mylo-hyoïdien, le nerf ne se dégage du prolongement fibreux que pour pénétrer dans le muscle.

Bord supérieur. — Le bord supérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne se fixe à la face inférieure de la grande aile du

sphénoïde en dedans du trou ptérygoïdien postérieur et du trou ovale; plus en arrière, le bord supérieur se fixe sur la scissure qui sépare la bulle tympanique en dedans, de l'apophyse post-glénoïde en dehors.

Bord postérieur. — Le bord postérieur est formé de cordelettes fibreuses verticales, tendues de l'extrémité postérieure et externe du bord supérieur, à l'extrémité postérieure du bord inférieur; le bord limite une boutonnière rétro-condylienne où s'engagent les vaisseaux maxillaires internes et le nerf auriculo-temporal.

Face interne. — La face interne de l'aponévrose peut être divisée en 3 zones. Une zone antérieure et supérieure, et une zone postérieure et inférieure sont résistantes; une zone intermédiaire est faible et celluleuse.

1° *Zone antérieure et supérieure.* — Cette zone est quadrangulaire, son bord postérieur est osseux; c'est la partie supérieure du bord antérieur de l'aponévrose qui s'insère au-dessus de la crête orbitaire postérieure au-dessous de la fissure orbitaire et du trou ptérygoïdien antérieur. Le bord supérieur de cette zone est représenté par le segment du bord supérieur de l'aponévrose qui, libre, répond à l'aponévrose orbitaire. Le bord antérieur répond aux insertions à la tubérosité maxillaire; quant au bord inférieur, il se continue sans limite nette avec la zone moyenne suivant une ligne oblique en avant et en bas. Par transparence on aperçoit des vaisseaux et des nerfs dans cette zone. Tout à fait en haut le nerf maxillaire supérieur émergeant du trou ptérygoïdien antérieur se porte horizontalement en avant, semblant sous-tendre le bord supérieur de l'aponévrose; en avant le nerf maxillaire supérieur se divise en ses trois branches terminales, les deux nerfs sous-orbitaires qui se portent en avant, le supérieur continuant la direction du tronc; et le nerf sphéno-palatin qui s'applique sur la tubérosité maxillaire avant de disparaître dans le canal palatin. L'artère maxillaire interne, sortie du crâne par le même trou que le nerf maxillaire supérieur, longe le bord inférieur et externe du nerf et se divise en ses deux branches terminales : artère sous-orbitaire qui accompagne les nerfs sous-orbitaires et artère sphéno-palato-nasale qui s'accole au nerf sphéno-palatin.

2° *Zone moyenne.* — Cette zone moyenne est celluleuse, comme la précédente elle est quadrangulaire. Le bord postérieur de cette zone répond au segment ascendant de l'arcade du bord antérieur de l'aponévrose, segment antérieur qui remonte devant le ptérygoïdien externe. Le bord antérieur répond au segment libre inter-maxillaire du bord antérieur de l'aponévrose. Le bord inférieur oblique en bas en avant répond au trajet du nerf lingual. Le bord supérieur très peu net répond à la zone antérieure et supérieure.

Dans cette zone moyenne celluleuse, on aperçoit très souvent, mais pas d'une façon constante, au niveau de son angle postérieur et supérieur, une région d'aspect séreux. Cette zone est avasculaire et laisse voir par transparence le muscle temporal.

3° *Zone postérieure et inférieure.* — Cette zone, plus forte et plus résistante, a une forme trapézoïdale à grande base inférieure. La grande base inférieure répond au bord inférieur de l'aponévrose et à l'expansion mylo-hyoïdienne. Le bord postérieur est formé par le bord libre de l'aponévrose au niveau de la boutonnière rétro-condylienne. Le bord supérieur de la zone postérieure et inférieure répond au bord supérieur de l'aponévrose. Le bord antérieur répond au trajet du lingual. La partie postérieure de cette zone postérieure et inférieure est renforcée par des cordelettes fibreuses qui longent le bord postérieur de l'aponévrose au niveau de la boutonnière rétro-condylienne; cette région apparaît à nu quand le muscle ptérygoïdien interne est en place, au-dessus et en arrière du bord postérieur oblique du muscle.

Au travers de la zone postérieure et inférieure de l'aponévrose on devine les formations situées en dehors et en avant d'elle. En arrière c'est l'apophyse post-glénoïde dont on aperçoit le contour, en avant ce sont des vaisseaux et des nerfs. Tout à fait en avant on aperçoit le lingual qui, oblique en bas et en avant, croise le bord postérieur du ptérygoïdien externe, puis continue son trajet séparant la zone postérieure de la zone moyenne de l'aponévrose. Quelquefois dès cette région le nerf lingual donne des rameaux collatéraux qui se portent en avant gagnant la muqueuse du sillon alvéolo-lingual. Le nerf mandibulaire, accolé d'abord au

bord postérieur du lingual, s'en écarte assez bas, descendant presque verticalement vers le trou dentaire.

Le nerf mylo-hyoïdien très gros, presque aussi gros que le nerf mandibulaire ou dentaire inférieur, descend d'abord à sa face interne puis s'en écarte, se portant un peu en arrière pour s'engager sous le prolongement aponévrotique mylo-hyoïdien. Souvent, mais pas d'une façon constante, on aperçoit la corde du tympan qui émerge de la base du crâne et qui se porte en bas en avant gagnant la face interne du nerf lingual. Le nerf auriculo-temporal est plus postérieur, se portant en bas et en arrière en reposant sur la face interne de l'apophyse post-glénoïde.

L'artère maxillaire interne qui a passé par la boutonnière rétro-condylienne s'applique, au-dessous du nerf auriculo-temporal, sur la face interne de l'apophyse post-glénoïde; on la voit assez bien par transparence. Au bord antérieur de cette apophyse elle se coude presque à angle droit et monte devant l'apophyse en arrière du nerf maxillaire inférieur, elle va s'engager dans le trou ptérygoïdien postérieur; nous avons vu son second segment extra-cranien dans la zone antérieure de l'aponévrose avec le nerf maxillaire supérieur. Au moment où l'artère se coude pour devenir ascendante, elle donne une grosse branche descendante qui se place en arrière du nerf mandibulaire et va pénétrer avec lui dans le canal dentaire. D'autres branches de la maxillaire interne sont dans la région, notamment une branche accompagne la partie inférieure du nerf lingual; cette branche naît en général dans le segment antérieur de l'artère alors qu'elle est sortie du trou ptérygoïdien antérieur, croise la face externe du dentaire inférieur et du lingual pour se placer en arrière de ce dernier; quelquefois cependant l'artère reste en avant du nerf.

La partie antérieure et supérieure de cette zone postérieure en arrière du ptérygoïdien externe est beaucoup plus mince et celluleuse que le reste de l'aponévrose; le nerf du ptérygoïdien interne la perfore sans qu'on voit au-dessous de lui aucune formation rappelant le ligament de Civinini. Le nerf du ptérygoïdien interne est accompagné d'une artère qui perfore l'aponévrose en même temps que lui, et qui est placée en avant de lui; cette artère naît

en général de la maxillaire interne au moment où elle sort du trou ptérygoïdien antérieur, quelquefois l'artère sort du canal ptérygoïdien par un orifice spécial.

Prolongement lingual. — Le prolongement lingual est toujours très net et très bien développé chez le chien; c'est comme chez l'homme une lame celluleuse falciforme sous-tendue par le nerf lingual et semblant faire suite à l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose. Le prolongement entre en rapport avec les deux lobes de la glande sublinguale, lobes toujours distincts chez le chien : l'un antérieur dit lobe oral, l'autre postérieur dit lobe aboral; ce dernier lobe est au conctact de la glande sous-maxillaire. Le prolongement passe en dedans du lobe postérieur, il se perd sur le lobe antérieur, dans son épaisseur on trouve le nerf lingual et le canal de Warthon. Le seul point particulier à signaler ici, c'est que le bord supérieur ne vient pas se fixer sur l'os, mais sur la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien, celui-ci remontant plus haut que chez l'homme.

Lame vasculaire (fig. 7, Pl. XXIV).

Chez tous les animaux nous trouvons une lame vasculaire celluleuse qui masque la face antéro-externe de l'aponévrose interptérygoïdienne et qui recouvre les vaisseaux et les nerfs situés en avant d'elle. La disposition de cette lame est un peu variable suivant les animaux; en effet chez les uns il existe comme chez l'homme et le singe une artère temporale profonde moyenne qui croise la face antéro-externe du muscle ptérygoïdien externe; chez les autres, au contraire, l'artère n'existe pas et par conséquent il n'y a pas de repli cellulo-fibreux en avant du muscle. De plus nous n'avons pas trouvé chez les animaux autres que les primates de lame fibreuse sagittalement dirigée tapissant la face interne du maxillaire inférieur.

Nous allons voir la forme et la diposition de la lame vasculaire et nous verrons ensuite quels sont les vaisseaux et les nerfs que l'on aperçoit par transparence au travers d'elle.

Dans son ensemble la lame celluleuse a une forme quadrilatère très comparable à celle de l'aponévrose interptérygoïdienne.

Le *bord antérieur* se confond avec celui de l'aponévrose dans presque toute son étendue ; il n'y a qu'en arrière, au moment où il se fixe sur l'os qu'il s'écarte, allant se fixer au-dessus des trous du sphénoïde, fissure orbitaire et trou ptérygoïdien antérieur.

Le *bord inférieur* se fixe au maxillaire inférieur, il est presque horizontal et passe au-dessus du trou dentaire, allant réjoindre en avant le prolongement lingual.

Le *bord supérieur* s'insère à la grande aile du sphénoïde en dehors du trou ovale et du trou ptérygoïdien postérieur, il s'étend en arrière moins loin que le bord supérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne, il ne dépasse pas la racine transverse du zygoma. Au niveau de ce bord supérieur le nerf temporal profond moyen et le nerf temporo-massétérin émergent de la profondeur, mais on ne voit pas l'émergence du tronc temporo-massétérin, qui est masquée en avant par la lame sous-tendue par l'artère temporale profonde moyenne.

Le *bord postérieur* s'insère à la face interne du maxillaire suivant une ligne presque verticale, très légèrement oblique en bas et en avant qui commence en dedans de l'insertion du ptérygoïdien externe passe à la partie toute postérieure de l'échancrure sigmoïde et se porte vers le bord inférieur horizontal, qu'il atteint un peu en arrière de l'orifice d'entrée du canal dentaire. Semblant se détacher du bord inférieur de l'échancrure sigmoïde, on voit chez le chien un repli fibro-cellulaire de forme triangulaire rabattu sur les deux tiers externes et postérieure de la face antérieure du ptérygoïdien externe ; ce repli contient l'artère temporale profonde moyenne. La lame préptérygoïdienne est triangulaire, son bord inférieur et antérieur est libre et se porte obliquement en haut en avant, vers la partie antérieure de la fosse temporale sous le muscle temporal ; l'artère temporale profonde moyenne chemine dans ce bord libre, venant au niveau de la fosse temporale se placer en avant du nerf temporal profond moyen.

Le bord supérieur de la lame longe le bord inférieur de la fosse

temporale, le bord postérieur et externe répond à une arcade fibreuse partant de la face interne du condyle du maxillaire et gagnant la fosse temporale en décrivant une courbe à concavité supérieure et externe; des fibres du muscle temporal viennent s'insérer sur ce tractus fibreux; le tronc temporo-massétérin passe au-dessus de cette arcade, dans un orifice ostéo-fibreux, limité en bas par cette arcade, en haut par le bord antérieur de la racine transverse du zygoma. Le nerf est très volumineux; dès qu'il est passé par cette boutonnière il donne un nerf temporal profond postérieur volumineux, puis quelques millimètres plus en avant un second nerf temporal profond postérieur plus grêle; le tronc prend alors le nom de nerf massétérin, il passe dans la partie la plus postérieure de l'échancrure sigmoïde et s'enfonce dans le masséter. Une artère massétérine chemine en avant du nerf, puis au-dessous de lui; elle naît de la temporale profonde moyenne.

On peut reconnaître trois zones d'aspect différent à la lame vasculaire. Une zone antérieure et supérieure de forme quadrilatère, répondant presque exactement à la zone antérieure et supérieure de l'aponévrose interptérygoïdienne, et au travers de laquelle on aperçoit l'artère maxillaire interne et le nerf maxillaire supérieur qui va se diviser en ses branches terminales. Le bord inférieur de cette zone est longé par le nerf temporo-buccal, qui perfore la lame au-dessous du faisceau unique du ptérygoïdien externe. C'est dans cette zone, très en avant, en un point qui répondrait au bord antérieur de l'apophyse coronoïde, que le nerf se divise en ses deux branches terminales, temporal profond antérieur et buccal, le buccal souvent longé à son bord inférieur par une artère; mais avant, au moment où le nerf apparaît au bord inférieur du ptérygoïdien externe, il a donné un rameau collatéral ascendant qui pénètre également dans la face profonde du muscle temporal; ce rameau est le plus souvent accompagné d'une artériole. (Nous pouvons remarquer que le muscle temporal, particulièrement développé chez le chien, reçoit cinq nerfs.) La zone moyenne et celluleuse est située au-dessous et en avant du ptérigoïdien externe, elle s'étend en arrière jusqu'au lingual. Cette zone est entièrement recouverte sur sa face

externe par le muscle temporal, son bord antérieur libre inter-maxillaire est souvent longé par une artère assez volumineuse branche de l'artère satellite du nerf lingual. La zone postérieure est entièrement masquée par la branche montante, on ne la voit qu'après résection de l'os. Cette zone répond en haut à la boutonnière du nerf massétérin, en bas au trajet du nerf lingual et du nerf dentaire inférieur que l'on voit par transparence.

CHAT

Chez le chat la tête est très allongée bien que la face soit très réduite; les cavités orbitaires sont très développées, la grande fosse temporo-orbitaire est formée dans plus de ses trois quarts par le frontal; dans la région postérieure les ailes du sphénoïde sont peu développées. Il n'y a pas de fosse ptérygoïde mais une lame ptérygo-palatine. Si on regarde cette lame par sa face externe on la voit formée dans ses trois quarts antérieurs par la lame verticale du palatin, dans son quart postérieur par l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde oblique en bas en avant et excavée sur sa face externe. A la face interne de la lame, l'os ptérygoïdien recouvre à peu près complètement l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, la débordant en bas en formant son crochet. Le bord postérieur de l'os ptérygoïdien épaissi s'écarte un peu du bord postérieur de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, limitant avec lui une rainure rugueuse oblique en bas en avant. Au-dessus de la moitié postérieure de la lame ptérygo-palatine on aperçoit, en allant d'avant en arrière, le trou optique, la fente sphénoïdale, le trou grand rond; celui-ci est situé juste au niveau du bord postérieur de la lame ptérygo-palatine; le trou ovale est en arrière de la lame et regarde non plus en dehors et en avant, comme les autres trous, mais presque directement en bas. Il n'y a pas de canal ptérygoïdien.

Le *muscle ptérygoïdien interne* prend origine par des fibres charnues sur la face externe et le bord inférieur de la portion palatine de la lame ptérygo-palatine; plus en arrière il prend origine, par des fibres charnues entremêlées de fibres aponévrotiques, sur la portion de l'os ptérygoïdien qui déborde en bas l'apophyse ptéry-

goïde du sphénoïde, et dans la gouttière rugueuse que présente le bord postérieur de cet os. Les origines du ptérygoïdien interne encadrent en avant, en bas, en arrière, les origines du ptérygoïdien externe. Les origines du muscle se prolongent en arrière de la lame ptérygo-palatine; le muscle se fixe en effet par des fibres charnues à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dedans du trou ovale; ces origines se prolongeant en arrière jusqu'à l'extrémité antérieure de la bulle tympanique. Dans son ensemble le ptérygoïdien interne constitue une masse charnue de forme trapézoïdale à grande base supérieure cranienne, à petite base inférieure maxillaire. Bien que le muscle prenne origine très en arrière, son bord postérieur est oblique en bas en arrière, à cause de la saillie de l'apophyse angulaire; le bord antérieur est très oblique en bas en arrière, beaucoup plus que le bord postérieur. Le muscle s'insère à la face interne du maxillaire inférieur sur un champ triangulaire. L'insertion se fait uniquement par des fibres charnues. Le sommet du champ triangulaire répond à l'apophyse angulaire; le bord postérieur longe le bord de l'os presque jusqu'à l'extrémité inférieure du col du condyle; le bord inférieur longe le bord inférieur de l'os sur une largeur de 1 cent. 5 au plus, ce qui fait qu'il n'atteint pas un plan vertical passant par l'orifice du canal dentaire; la base du triangle oblique en bas en avant passe en arrière de l'orifice du canal dentaire.

Le *ptérygoïdien externe* (fig. 8, Pl. XXIV et fig. 9, Pl. XXV) est petit et formé de deux faisceaux entièrement charnus (le ptérygoïdien externe fait défaut comme chez les ruminants, d'après Chauveau et Arloing). Les deux ptérygoïdiens sont presque entièrement fusionnés, d'après Straus-Durckheim).

Dans son ensemble le muscle a une forme de tronc de cône à base ptérygoïdienne. Il prend origine sur la face externe excavée de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, origine encadrée là par les origines du muscle ptérygoïdien interne; le corps charnu se porte presque transversalement en dehors accolé à la base du crâne; il va s'insérer à la face interne du col du condyle et immédiatement en avant de lui, au-dessus de la partie postérieure de l'échancrure sigmoïde.

Le *muscle temporal* descend très bas, ses fibres les plus externes se fixent à la face interne de la coronoïde, très développée chez le chat; ses fibres profondes se fixent sur toute la moitié antérieure de la branche montante restant en avant de l'orifice du canal dentaire et ne dépassant pas en bas une ligne horizontale passant à 2 millimètres au-dessus du bord supérieur de cet orifice.

Le *muscle mylo-hyoïdien*, par ses fibres postérieures, vient au contact des insertions les plus inférieures du temporal, c'est-à-dire qu'il remonte au-dessus et en avant de l'orifice du canal dentaire. D'autre part, le bord postérieur du muscle se porte obliquement en bas en arrière et recouvre le nerf dentaire à sa pénétration dans le canal osseux.

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 8, Pl. XXIV).

L'aponévrose inter-ptérygoïdienne est, comme chez le chien, disposée dans une direction presque sagittale, elle affecte une forme quadrilatère.

Bord antérieur. — Le bord antérieur présente à étudier deux segments. Le premier segment, segment supérieur, décrit une courbe à concavité antérieure, l'arcade ainsi formée embrasse le bord postérieur et la face inférieure du ptérygoïdien externe. Le bord antérieur se détache de la base du crâne, commençant à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde immédiatement en avant et en dedans du trou ovale. Il descend presque vertical, légèrement oblique en bas et en avant, croisant le bord postérieur du ptérygoïdien externe à l'union de son tiers externe et de son tiers moyen, puis changeant de direction il se porte en avant sous le ptérygoïdien externe et gagne la tubérosité maxillaire, très peu développée et située très en avant chez le chat. Le deuxième segment du bord antérieur commence au niveau du maxillaire supérieur; libre, il se porte en bas et légèrement en arrière sur une longueur de 2 centimètres environ, il vient se perdre sur la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien, dans sa partie toute postérieure. Le nerf lingual ne suit le bord antérieur que dans son segment supérieur derrière le ptérygoïdien externe, il ne le rejoint

qu'à son extrémité inférieure au niveau du muscle mylo-hyoïdien.

Bord inférieur. — Le bord inférieur de l'aponévrose s'insère sur le maxillaire inférieur. Il part du bord postérieur de la branche montante, peu au-dessous du col du condyle, juste au-dessus des insertions du ptérygoïdien interne. Le bord inférieur se porte presque horizontalement en avant; il arrive en arrière et en dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire; il rencontre là le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien, puis devenant ascendant, il contourne le bord postérieur du muscle et gagne sa face supéro-interne; il se termine là au niveau de l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose.

Au niveau du trou dentaire, juste en arrière de lui, le bord inférieur de l'aponévrose émet un prolongement faible et adhérent peu à l'os; ce prolongement oblique en bas et en avant est long de 5 millimètres environ, il masque le nerf mylo-hyoïdien, le nerf ne se dégageant de lui qu'au moment de pénétrer dans le muscle.

Bord supérieur. — Le bord supérieur mesure de 1 centimètre à 1 cent. 5; en allant d'avant en arrière on le voit se fixer à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde, immédiatement en dedans du trou ovale; c'est à l'extrémité antérieure de ce trou que le bord supérieur se continue avec le bord antérieur. En arrière de l'aile du sphénoïde, le bord supérieur se coude légèrement, se porte en arrière et en dehors, et se fixe là sur la scissure qui sépare la bulle tympanique en arrière et en dedans de l'apophyse post-glénoïde en avant et en dehors (l'apophyse post-glénoïde est beaucoup moins développée que chez le chien). Le bord supérieur de l'aponévrose déborde ainsi en arrière le bord postérieur du ptérygoïdien interne, qui ne dépasse pas en arrière l'extrémité antérieure de la bulle tympanique.

Bord postérieur. — Le bord postérieur de l'aponévrose est libre, tendu de l'extrémité postérieure du bord supérieur à l'extrémité postérieure du bord inférieur; il contribue à former une boutonnière rétro-condylienne dont la lèvre externe est formée par la capsule de l'articulation temporo-maxillaire. Dans la boutonnière s'engagent les vaisseaux maxillaires internes ayant au-dessus d'eux le nerf auriculo-temporal.

Face interne. — Si on étudie l'aponévrose par sa face interne, on la voit divisée en deux régions bien distinctes, l'aspect de ces deux régions étant tout à fait différent. Le nerf lingual toujours très visible par transparence, sépare nettement les deux régions, une étant située en avant de lui, l'autre en arrière. Le nerf lingual apparaît au-dessous de la base du crâne; oblique en bas et en avant, il longe le bord postérieur du muscle ptérygoïdien externe, puis gagne l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose. Toute la région située en avant du nerf lingual, et limitée en avant par les deux segments du bord antérieur de l'aponévrose, est particulièrement mince; c'est une toile celluleuse, comprise entre le ptérygoïdien interne en dedans, le temporal qui descend très bas en dehors; le temporal fait une assez forte saillie que l'on voit soulever la lame celluleuse, de forme triangulaire, située en avant du nerf lingual. En arrière du lingual l'aponévrose est plus résistante; tout à fait en arrière même, le long du bord postérieur libre, on voit une région renforcée par un ligament à base supérieure cranienne, large de 3 millimètres, à sommet inférieur maxillaire; ce ligament maxillo-glasérien répond à toute la région de l'aponévrose non recouverte par le ptérygoïdien interne. En avant du ligament postérieur, en arrière du lingual, on aperçoit par transparence, au travers de l'aponévrose, un certain nombre de vaisseaux et de nerfs. La corde du tympan apparaissant à la base du crâne se porte obliquement en bas en avant pour gagner le lingual. Le dentaire inférieur descend en arrière du lingual moins oblique que lui, pour gagner le trou dentaire; au moment où il atteint le trou dentaire, il donne par son bord postérieur le nerf mylo-hyoïdien, qui masqué par le prolongement inférieur de l'aponévrose, ne tarde pas à pénétrer dans la face inféro-externe du muscle. Le nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose immédiatement au-dessous de la base du crâne, tout contre le bord postérieur du ptérygoïdien externe; il aborde le ptérygoïdien interne non pas au niveau de son bord postérieur, mais sur sa face externe. L'artère maxillaire interne pénètre dans la région par la boutonnière rétro-condylienne, elle se porte en avant, puis se redresse, devient verticale et monte devant l'apophyse post-glénoïde; se portant à nouveau horizontalement

sous la base du crâne, elle croise la face interne de gros troncs nerveux ; dans son segment antérieur, elle accompagnera le nerf maxillaire supérieur.

Prolongement lingual. — De l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose semble se détacher un prolongement qui contient le nerf lingual et s'applique sur les faces latérales de la langue, où il se comporte comme chez le chien. En réalité ce prolongement n'est pas en continuité directe avec l'aponévrose, il dépend du nerf lingual.

Lame vasculaire (fig. 9, Pl. XXV).

Chez le chat la lame celluleuse qui masque en avant les vaisseaux et les nerfs est très faible, on la voit cependant nettement. La disposition est plus simple que chez le chien, car l'artère temporale profonde moyenne ne vient pas croiser la face antérieure du ptérygoïdien externe, il n'y a donc pas de repli cellulo-fibreux masquant la partie externe du muscle ; il n'a donc pas de loge bien limitée.

Le *bord antérieur* de la lame est dans son premier segment confondu avec le bord antérieur de l'aponévrose, au moment où celle-ci décrit une arcade qui embrasse le ptérygoïdien externe ; en avant de cette arcade le bord antérieur tendu horizontalement en avant s'insère sur l'os au niveau de la jonction du sphénoïde et du palatin, au-dessous de l'artère maxillaire interne qui chemine au-dessous du nerf maxillaire supérieur, l'artère et le nerf sont masqués par un tissu cellulaire assez dense qui va se continuer en haut avec la capsule orbitaire ; cette couche cellulaire vient en bas se mettre en rapport avec le bord antérieur de la lame vasculaire sans se continuer avec elle.

Le *bord inférieur* s'insère sur la face interne de l'os maxillaire inférieur, croisant obliquement en bas en avant, la branche montante, en passant au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire.

Le bord *supérieur* s'insère à la base du crâne, en dehors du trou ovale qui le sépare de l'insertion de l'aponévrose interptérygoïdienne ; ce bord supérieur est divisé en deux arcades aponévro-

tiques séparées par une languette qui se fixe à la base du crâne. Au-dessus de l'arcade antérieure passe le nerf temporal profond moyen; au-dessus de l'arcade postérieure, située presque au niveau de l'angle postérieur et supérieur, passe le tronc temporo-massétérin. Celui-ci se porte en dehors et vient s'engager dans une boutonnière ostéo-aponévrotique constituée en bas par quelques tractus fibreux tendus du bord inférieur de l'échancrure sigmoïde au plan sous-temporal où ils se perdent dans les fibres du temporal; en haut et en dehors la boutonnière est limitée par la racine transverse du zygoma. Cette arcade est sur un plan nettement antérieur à la lame vasculaire, elle est en avant du ptérygoïdien externe; nous l'avons déjà trouvée d'une façon constante chez l'homme, le singe et le chien.

Le *bord postérieur* est très court; d'abord vertical il s'insère à la face interne du condyle du maxillaire inférieur, puis à la face interne du col du condyle en dedans des insertions du ptérygoïdien externe; en un second segment le bord postérieur se porte obliquement en bas et en avant au-dessous de l'échancrure sigmoïde, pour rejoindre l'extrémité postérieure du bord inférieur. En avant de la lame vasculaire le tronc temporo-buccal apparaît entre les deux faisceaux du ptérygoïdien externe, et se divise ensuite en ses deux branches terminales. Au-dessous et en arrière on aperçoit par transparence le lingual et le dentaire inférieur.

COBAYE (*Cavia cobaya*).

Chez le cobaye la tête est très allongée, la cavité orbitaire n'est pas fermée en arrière et en dehors; il existe donc une très large fosse formée par la réunion de la très petite fosse temporale et de la cavité orbitaire proprement dite; de plus cette fosse est prolongée en avant par un large champ lisse et régulier constitué par la partie antérieure de la face externe de l'os maxillaire supérieur; sur ce champ viendra s'insérer le faisceau antérieur du muscle temporal. La grande fosse temporo-orbitaire est formée en arrière par un tout petit champ temporal écailleux sur lequel se fixera le faisceau postérieur du muscle temporal. Dans ses deux tiers ou trois quarts

antérieurs, la fosse est constituée par une très forte saillie que forme l'os maxillaire supérieur, c'est la protubérance dentaire ; les 2 ailes du sphénoïde, grande et petite, réunies en un plan commun, constituent une lame falciforme à concavité inférieure qui entoure le bord postérieur et le bord supérieur de la saillie du maxillaire supérieur; le sphénoïde, par ses ailes, complète en haut la cavité orbitaire. La saillie du maxillaire supérieur est longée dans sa partie inférieure par une crête osseuse très nette arrondie et lisse, située un peu au-dessus du rebord alvéolaire, s'écartant un peu de lui en avant, venant à son contact en arrière. Cette crête commence en avant sur la face postérieure de l'os malaire; elle se termine en arrière, en se continuant avec une petite apophyse venue de l'écaille du temporal et qui vient toucher le maxillaire supérieur.

La fosse ptérygoïdienne est très nette et très profonde. L'aile externe de l'apophyse ptérygoïde se détache du sphénoïde en même temps que la grande aile; elle descend verticalement, allant s'unir par son bord antérieur avec la tubérosité maxillaire; il n'y a pas de fente ptérygo-maxillaire. La face externe de l'aile externe est croisée horizontalement d'arrière en avant à l'union de son tiers inférieur et de ses deux tiers supérieurs par la crête osseuse qui longe le maxillaire supérieur et va s'unir au temporal; au-dessus de la crête la face externe de l'aile externe est lisse et excavée en gouttière; en dessous elle est creusée d'une fossette qui déborde très largement à la face inférieure de la crête osseuse du maxillaire; c'est dans cette fossette que vient prendre origine le muscle ptérygoïdien externe.

L'aile interne de la ptérygoïde est formée dans son quart postérieur et supérieur par l'os ptérygoïdien, petite lamelle quadrangulaire venant de la face inférieure du corps du sphénoïde. Tout le reste de l'étendue de l'aile interne est constitué par le palatin, qui encadre ainsi l'os ptérygoïdien en avant et en bas.

Le fond de la fosse ptérygoïde est formé par la tubérosité maxillaire, mais en haut, en avant du corps du sphénoïde, la fosse est ouverte et se prolonge en une gouttière sur la tubérosité maxillaire, de sorte que l'origine du ptérygoïdien interne peut se prolonger très en avant et apparaître dans la cavité orbitaire.

Le *ptérygoïdien interne* (fig. 10, Pl. XXV) prend une origine particulièrement longue, sur une ligne de près de 3 centimètres. Le muscle est formé de deux faisceaux aplatis de dehors en dedans; un postérieur et externe, un antérieur et interne, les deux faisceaux chevauchent un peu l'un sur l'autre.

Le faisceau postérieur et externe prend origine sur le flanc externe de la bulle tympanique et sur son extrémité antérieure, se prolongeant en dedans du trou ovale, par des fibres charnues, entremêlées de quelques fibres aponévrotiques.

Le faisceau antérieur et interne prend origine par deux lames

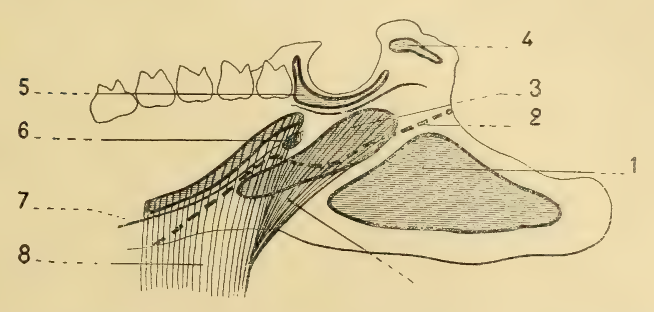


Fig. 11. — La face interne du maxillaire inférieur du Cobaye. — 1. Les insertions du ptérygoïdien interne. — 2. L'insertion du bord inférieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. Cette insertion se fait en arrière sur l'os, en avant sur la face interne du mylo-hyoïdien. — 3. Le faisceau postérieur du mylo-hyoïdien remontant en arrière de l'orifice d'entrée du canal dentaire. — 4. Les insertions du ptérygoïdien externe. — 5. Les insertions du muscle temporal. — 6. L'orifice d'entrée du canal dentaire. — 7. L'insertion du prolongement lingual. — 8. Le faisceau antérieur du mylo-hyoïdien. — 9. Le faisceau postérieur du mylo-hyoïdien.

aponévrotiques, brillantes et nacrées, sur la face externe de l'aile interne, et sur la face interne de l'aile externe; entre les deux lames le muscle se fixe par des fibres charnues sur le squelette qui prolonge en avant la fosse ptérygoïdienne, c'est-à-dire sur le maxillaire supérieur.

Les deux faisceaux sont accolés, ils forment une lame trapézoïdale à grande base supérieure; le bord antérieur est très fortement oblique en bas en arrière, le bord postérieur tombe presque vertical, cependant légèrement oblique en bas en arrière. Alezais attire l'attention sur l'architecture du muscle, qui est alternativement formé de feuillets aponévrotiques et de feuillets charnus. Les deux parties du muscle vont s'insérer (fig. 11, p. 651), par des

fibres charnues entremêlées de quelques fibres aponévrotiques, dans une fosse creusée à la face interne de la branche montante du maxillaire inférieur, et à la face interne de l'apophyse angulaire, qui, très développée, prolonge cette branche montante en arrière.

La fosse est limitée en bas par une crête qui est située un peu au-dessus du bord inférieur de l'os.

Le masséter, par ses fibres superficielles, double le bord inférieur de l'os, et vient s'insérer sur la face interne au-dessous de la crête; une partie notable de ces fibres viennent se continuer avec celles du ptérygoïdien interne, par l'intermédiaire de flammèches aponévrotiques; dans certains cas même, on trouve une véritable intersection aponévrotique entre les deux muscles. Ce ne sont pas là les seuls rapports que le ptérygoïdien interne affecte avec le masséter. Les fibres les plus postérieures du ptérygoïdien interne, celles venues de la face externe de la bulle tympanique, sont situées en arrière du bord postérieur de la branche montante; dans leur trajet, elles sont au contact des fibres postérieures du masséter qui débordent également le bord postérieur de la branche montante. Certaines de ces fibres ptérygoïdiennes ne gagnent pas la face profonde de l'apophyse angulaire, mais vont se jeter sur les fibres du masséter qui gagnent le bord supérieur et la face externe de l'apophyse. Ainsi se trouve formé un véritable défilé musculaire, que traverse la très grêle artère maxillaire interne. Alezais a déjà signalé l'existence des fibres postérieures du masséter, qui par un trajet horizontal vont s'accoler au ptérygoïdien interne.

Le *muscle ptérygoïdien externe* n'est formé que d'un seul faisceau; il prend origine sur la face externe de l'aile externe de l'apophyse ptérygoïde, dans la région située au-dessous de la crête osseuse arrondie et mousse, qui de l'os maxillaire supérieur gagne le temporal; l'origine déborde au-dessous dans la fossette creusée à la face inférieure de l'apophyse du temporal qui gagne le maxillaire supérieur.

L'origine du ptérygoïdien externe se fait par des fibres charnues.

Le muscle absolument accolé à la base du crâne se porte en dehors, très légèrement en avant; il vient s'insérer par des fibres charnues dans une assez grande fossette creusée à la partie supé-

rieure de la face interne de la branche montante, juste en arrière et au-dessous du col du condyle venant toucher le bord postérieur de l'os (fig. 11, p. 651). Alezais insiste sur les fibres du ptérygoïdien externe qui gagnent le bord postérieur du condyle. D'autres fibres se continuent plus en avant, se fixant juste au-dessous de la cavité sigmoïde; quelques-unes s'insèrent sur le ménisque de l'articulation temporo-maxillaire.

Le *muscle temporal* (fig. 11, p. 651) descend assez bas sur la face interne de la branche montante, plus bas que ne le dit Alezais, qui le fait insérer uniquement à l'apophyse coronoïde; il reste cependant très nettement au-dessus du trou dentaire inférieur, s'insérant à la face interne de l'apophyse coronoïde qui est peu développée, au-dessous de l'échancrure sigmoïde et immédiatement au-dessous sur la branche montante; l'insertion se fait par des fibres charnues, sauf tout à fait en haut, où il existe quelques fibres aponévrotiques, se fixant sur l'apophyse coronoïde.

Le *muscle mylo-hyoïdien* (fig. 11, p. 651 et fig. 11, Pl. XXVI) remonte très haut et présente une disposition très particulière, il est formé de deux faisceaux. Un faisceau antérieur, qui prend origine sur la ligne mylo-hyoïdienne passant au-dessus et en avant de l'orifice du canal dentaire, qui est reporté très en avant, et se trouve situé au-dessous de la dernière molaire; ce faisceau s'arrête juste au-dessus du trou osseux. Un faisceau postérieur prend origine sur un champ osseux oblique en bas en avant, qui occupe la partie antérieure de la fosse creusée à la face interne de la branche montante et du corps du maxillaire, et où s'insère le muscle ptérygoïdien interne. Le champ d'origine du faisceau postérieur du mylo-hyoïdien, est juste au contact du bord antérieur de l'insertion du ptérygoïdien interne. L'origine du faisceau postérieur du mylo-hyoïdien remonte jusqu'aux insertions du temporal au-dessous de la cavité sigmoïde; il passe immédiatement en arrière, puis au-dessous de l'orifice du canal dentaire. Au niveau du corps musculaire, le faisceau antérieur occupera la face supéro-interne du muscle. Le bord postérieur de ce faisceau, légèrement oblique en bas et en arrière, recouvre l'orifice d'entrée du canal dentaire, et par conséquent le nerf dentaire inférieur à sa pénétration.

Aponévrose inter-ptérygoïdienne (fig. 11, Pl. XXVI).

Comme chez tous les animaux à tête allongée, l'aponévrose inter-ptérygoïdienne est dirigée presque sagittalement, mais ici, contrairement à ce que nous avons vu chez les carnassiers, la fosse ptérygoïdienne est bien développée; l'aile externe sépare nettement les deux muscles ptérygoïdiens, qui ne prennent plus origine sur la même face d'une seule lame osseuse. Il en résulte que le bord antérieur de l'aponévrose n'est pas obligé d'aller aussi loin pour prendre une insertion osseuse et qu'il se fixe, comme chez l'homme et chez les primates, au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde libre de toute insertion musculaire, à l'encontre de ce qui se voit dans le cas d'existence d'une lame ptérygo-palatine. L'arcade que décrit, chez les carnassiers, le bord antérieur en embrassant le ptérygoïdien externe, est ici au niveau de la ptérygoïde entre les deux muscles; c'est donc en suivant un rebord osseux que l'arcade atteint son point de terminaison, qui, comme chez tous les animaux à tête allongée, est la tubérosité maxillaire.

Bord antérieur. — Le bord antérieur de l'aponévrose se fixe au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, puis se coudant et formant un angle droit, ouvert en avant, il se fixe à la partie postérieure du bord inférieur de cette aile. Dans un deuxième segment le bord antérieur est libre, il se porte obliquement en bas et en avant, longé par le nerf lingual, pour atteindre la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien un peu en arrière de la dernière grosse molaire.

Bord inférieur (fig. 11, p. 651). — Le bord inférieur de l'aponévrose part du milieu du bord postérieur de la branche montante, décrivant dans son ensemble une courbe à convexité inférieure, il se porte en bas en avant, croisant la face interne du faisceau postérieur du muscle mylo-hyoïdien, sans insertion osseuse par conséquent à ce niveau, passe au-dessous du trou dentaire, et atteint, juste au-dessous de lui, le bord postérieur du faisceau antérieur du muscle mylo-hyoïdien, qu'il double pour se terminer sur sa face supéro-interne: la terminaison se fait sur une verticale passant

par la dernière molaire. Du bord inférieur de l'aponévrose ne se détache pas de prolongement recouvrant le nerf mylo-hyoïdien, celui-ci en effet naît très bas, et se perd tout de suite entre les deux faisceaux du muscle.

Bord supérieur (fig. 10, Pl. XXV). — Le bord supérieur de l'aponévrose commence au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, il se fixe à la base du crâne, en décrivant dans son ensemble une courbe à convexité externe. Il s'insère à la face inférieure du sphénoïde, au bord interne du large orifice, qui représente le trou ovale et le trou déchiré antérieur fusionnés : il atteint ainsi l'extrémité antérieure de la bulle tympanique et contourne son flanc externe, en se fixant sur la scissure qui sépare la bulle tympanique en dedans de la cavité glénoïde en dehors ; le bord supérieur, depuis son extrémité antérieure jusqu'à son extrémité postérieure, longe les origines du muscle ptérygoïdien interne : il faut insister sur ce fait que le ptérygoïdien interne se prolonge en arrière aussi loin que l'insertion de l'aponévrose.

Bord postérieur. — Le bord postérieur de l'aponévrose est libre, tendu de l'extrémité postérieure du bord supérieur à l'extrémité postérieure du bord inférieur ; très légèrement renforcé, il forme la lèvre interne de la boutonnière rétro-condylienne, dans laquelle s'engagent le nerf auriculo-temporal et les vaisseaux maxillaires internes. La boutonnière rétro-condylienne est fort petite, elle n'a qu'une faible hauteur, et les organes qui la traversent sont accolés à la base du crâne.

Face interne (fig. 11, Pl. XXVI). — La face interne a un aspect cellulaire uniforme, elle ne présente pas de renforcement, le ptérygoïdien interne la recouvre, en effet, dans toute son étendue ; nous avons insisté sur ce fait en décrivant les insertions supérieures de l'aponévrose. Le nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose, tout contre la base du crâne, juste en arrière du bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde ; aucun renforcement n'est situé au-dessous du point de perforation du nerf. Le nerf aborde le muscle par sa face externe à sa partie moyenne. Au travers de la très mince aponévrose, on aperçoit un certain nombre de vaisseaux et de nerfs. Le nerf lingual assez petit longe le bord antérieur de

l'aponévrose, nous l'avons vu en étudiant ce bord; il reçoit, par son bord postérieur, la corde du tympan, qui émerge de la base du crâne, et qui se porte en bas en avant en croisant la face interne du dentaire inférieur.

Le nerf dentaire inférieur descend en arrière du lingual très rapproché de lui, un peu plus vertical cependant; la faible distance qui sépare les deux nerfs s'explique par la position très antérieure de l'orifice du canal dentaire. Le nerf mylo-hyoïdien, nous l'avons déjà vu, se détache très bas du dentaire inférieur. Plus en arrière et tout contre la base du crâne chemine le nerf auriculo-temporal, il se porte en arrière très légèrement descendant. L'artère maxillaire interne est entrée dans la région en passant par la boutonnière rétro-condylienne; elle n'a qu'un très court trajet à la face externe de l'aponévrose, car elle pénètre tout de suite dans le canal ptérygoïdien; dans ce court trajet, elle donne cependant quelques branches, et notamment un assez gros rameau qui se place en arrière du nerf dentaire.

Prolongement lingual (fig. 11, Pl. XXVI). — De l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose se détache un prolongement lingual en tout semblable à celui que nous avons vu chez le chien et le chat.

Lame vasculaire (fig. 12, Pl. XXVI).

La lame vasculaire est mince et peu étendue; la temporale profonde moyenne ne passe pas en avant du ptérygoïdien externe, il n'y a donc pas de repli en avant du muscle; nous avons déjà vu cette disposition chez le chat. Comme chez tous les animaux la lame a une forme quadrilatère. Le *bord antérieur* est absolument confondu avec le bord antérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne.

Le *bord inférieur* est presque horizontal, très légèrement oblique en bas et en avant, il passe au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire qui chez le cobaye est très antérieur, et juste en avant de lui il se termine à la partie postérieure de la ligne mylo-hyoïdienne.

Le *bord supérieur* s'insère, oblique en avant et en dedans à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde juste en dehors du large trou formé par la réunion du trou ovale et du trou déchiré antérieur; en avant ce bord supérieur vient se terminer au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde. Au niveau de sa partie antérieure, juste en arrière de la ptérygoïde, le bord supérieur forme en s'insérant à la base du crâne une arcade aponévrotique, au-dessus de laquelle, dans l'orifice ostéo-fibreux ainsi formé, on voit émerger un tronc nerveux volumineux. Ce nerf accolé à la base du crâne apparaît au bord supérieur du ptérygoïdien externe, et se divise en trois branches : temporo-buccal, temporal profond moyen, temporo-massétérin. Le temporo-buccal se divise tout de suite en ses deux branches terminales; le temporal profond moyen légèrement oblique en haut en arrière pénètre dans l'épaisseur du muscle, le temporo-massétérin se divise rapidement, puis le nerf massétérin passe dans une boutonnière ostéo-musculaire absolument semblable à celles que nous avons vues chez tous les animaux; la seule particularité que présente cette boutonnière située en avant du ptérygoïdien externe, est d'être formée de fibres musculaires dépendance du faisceau du temporal qui se réfléchit sur le bord antérieur de la racine transverse du zygoma.

Le *bord postérieur* de la lame vasculaire est très court, il s'insère à la face interne du condyle du maxillaire, puis légèrement oblique en avant il vient se terminer sur la branche montante du maxillaire, juste au-dessous du ptérygoïdien externe, se continuant là avec le bord inférieur. Au travers de la face externe on aperçoit par transparence le nerf lingual et le nerf dentaire inférieur, ils sont très près du bord antérieur de la lame cellulaire; l'orifice d'entrée du canal dentaire est en effet très antérieur, tout près du bord antérieur de la branche montante. L'artère maxillaire interne n'est pas dans la région, elle est au-dessus de la lame cellulaire comme chez le chat; le nerf maxillaire supérieur longe son bord supérieur et les deux organes sont masqués par une lame celluleuse indépendante. (Rappelons que cette lame était réunie à la lame vasculaire principale chez le chien.)

LAPIN (*Lepus cuniculus*).

Chez le lapin la configuration extérieure du crâne se rapproche beaucoup de celle du cobaye; il faut cependant signaler quelques différences. La fosse temporo-orbitaire est beaucoup plus nettement limitée en avant; l'apophyse orbitaire externe du malaire, soudée précocement au maxillaire supérieur, sépare cette fosse du

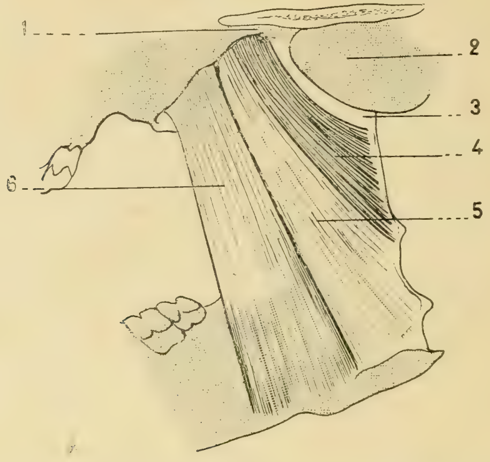


Fig. 12. — Les trois faisceaux du ptérygoïdien interne du lapin. — 1. L'aile interne de l'apophyse ptérygoïde. — 2. La bulle tympanique. — 3. La branche montante du maxillaire. — 4. Faisceau postérieur et supérieur du ptérygoïdien interne. — 5. Faisceau moyen du ptérygoïdien interne. — 6. Faisceau interne et antérieur du ptérygoïdien interne.

maxillaire supérieur qui ici ne présente pas un champ d'insertion net pour le temporal, mais est au contraire perforé par une infinité de trous qui lui donnent un aspect criblé. Dans la grande fosse temporo-orbitaire, la protubérance dentaire du maxillaire supérieur est plus réduite que chez le cobaye; de plus au-dessous des ailes du sphénoïde la lame verticale du palatin très développée prend part à la constitution de la fosse. La crête qui longe la saillie du maxillaire supérieur est moins marquée. La fosse ptérygoïdienne, très nette, est moins profonde que chez le cobaye; le bord antérieur de l'aile externe, qui est déjetée en dehors, ne vient pas au contact de la tubérosité maxillaire, mais s'accole au palatin, ce qui fait que la fosse ptérygoïdienne est fermée en

avant. Elle ne présente qu'un petit orifice circulaire à la base de l'aile externe, c'est l'orifice de sortie du canal ptérygoïdien par lequel s'échappe l'artère maxillaire interne. De cette disposition il résulte que la fosse ptérygo-maxillaire est très étendue d'avant en arrière.

Le *muscle ptérygoïdien interne* naît dans la fosse ptérygoïde, les origines se prolongent en arrière de la fosse ptérygoïde, à la face

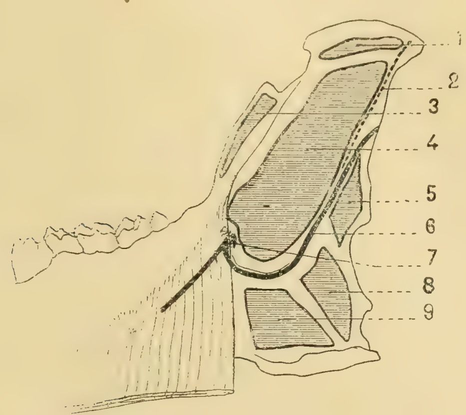


Fig. 13. — La face interne du maxillaire inférieur chez le Lapin. — 1. Les insertions du ptérygoïdien externe. — 2. Insertion de la lame vasculaire. — 3. Insertion du faisceau antérieur du temporal dans une gouttière osseuse. — 4. Large champ d'insertion du temporal. — 5. Insertion du faisceau postérieur et supérieur du ptérygoïdien interne. — 6. Insertion du bord inférieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 7. Orifice d'entrée du canal dentaire. — 8. Insertion du faisceau moyen du ptérygoïdien interne. — 9. Insertion du faisceau interne et antérieur du ptérygoïdien interne.

inférieure de la grande aile du sphénoïde. Le ptérygoïdien interne naît par des fibres charnues qui se fixent directement sur l'os entre deux lames aponévrotiques qui s'insèrent à la partie postérieure des ailes ptérygoïdiennes, une sur l'aile externe, l'autre sur l'aile interne. Dans son ensemble le muscle forme une masse trapézoïdale à grande base inférieure, dans laquelle on peut reconnaître 3 faisceaux (fig. 12, p. 658).

1° Un faisceau interne et antérieur est formé par les fibres venues de la face externe de l'aile interne de la ptérygoïde et de la lame aponévrotique interne, qui est née du bord postérieur de l'aile; le faisceau aplati de dehors en dedans se dirige presque verticalement en bas, très légèrement en arrière, il va s'insérer à la face interne

du maxillaire inférieur, sur une surface quadrilatère située juste au-dessus du bord inférieur de l'os (fig. 13, p. 659). Cette surface plane longe le bord inférieur de l'os depuis l'angle du maxillaire sur une longueur de 1 centimètre environ; une apophyse horizontale et sagittalement dirigée constituée par le renversement du bord inférieur de l'os en dedans détermine là une gouttière osseuse très nette que remplissent les insertions les plus inférieures du muscle. Le bord supérieur du champ d'insertion quadrilatère est parallèle au bord inférieur et situé à 5 millimètres au-dessus de lui, restant à 2 millimètres au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire et de la partie inférieure de la fosse où se fixe le muscle temporal. Le bord antérieur tombe vertical à partir du trou dentaire, laissant juste en avant de lui les très fortes rugosités sur lesquelles se fixe le mylo-hyoïdien. Le bord postérieur est marqué par une petite crête oblique en bas en arrière se rapprochant du bord postérieur de l'os, dont elle est distante à sa partie supérieure de 4 millimètres environ. Sur tout ce champ le faisceau antérieur et interne se fixe directement par des fibres charnues, sauf au niveau de la lèvre interne de la gouttière inférieure où vient se fixer la lame aponévrotique qui tapisse la face interne du muscle.

2° Un faisceau moyen est formé par les fibres venues de la face interne de l'aile externe et de la lame aponévrotique qui s'insère au bord postérieur de cette aile; ce faisceau, également aplati de dehors en dedans, se porte obliquement en bas et en arrière, apparaissant en arrière du faisceau précédent. L'insertion se fait sur le maxillaire en arrière de celle du faisceau précédent sur un champ triangulaire, à pointe postérieure et inférieure répondant à l'angle de la mâchoire. L'insertion se fait uniquement par des fibres charnues, car la lame aponévrotique qui tapisse la face externe du muscle s'arrête 5 millimètres environ avant l'insertion (fig. 13, p. 659).

3° Un faisceau postérieur et supérieur est formé par les fibres charnues qui viennent de la face inférieure de la grande aile du sphénoïde depuis le bord postérieur de la ptérygoïde jusqu'à l'extrémité antérieure de la bulle tympanique. Les fibres se portent horizontalement en arrière, appliquées d'abord contre la base du crâne; elles forment un faisceau charnu aplati de dehors en dedans,

formant un éventail dont la base vient s'insérer le long du bord postérieur de la branche montante au-dessus du faisceau précédent, en arrière de la large fosse où se fixe le muscle temporal. Le faisceau postérieur et supérieur s'insère par des fibres charnues entremêlées de pinceaux aponévrotiques (fig. 13, p. 659).

Leche, avec Krause, décrit le muscle ptérygoïdien interne comme plus faible que le ptérygoïdien externe; nous sommes loin d'avoir trouvé cette disposition sur nos pièces.

Le *muscle ptérygoïdien externe* est formé d'un seul faisceau et prend origine par des fibres charnues sur les trois quarts supérieurs excavés de la face externe de l'aile externe de la ptérygoïde. Le muscle se rétrécissant de plus en plus se porte dans un plan horizontal en dehors et un peu en arrière, il va s'insérer au-dessous et en arrière du condyle, dans la partie supérieure de la très large fosse osseuse creusée à la face interne de la branche montante du maxillaire; l'insertion se fait par des fibres charnues, sauf à la partie antérieure, où il existe quelques fibres aponévrotiques (fig. 13, p. 659).

Le *muscle temporal* descend très bas sur la face interne de la branche montante du maxillaire. Il se fixe là dans une très longue fosse oblique en bas en avant, qui en haut occupe toute la largeur de la face interne de l'os, en bas seulement ses deux tiers antérieurs; cette fosse se termine par un bord inférieur horizontal qui commence en avant au bord inférieur du canal dentaire. Dans toute cette fosse le muscle s'insère par des fibres charnues. De plus le muscle s'insère par des fibres aponévrotiques dans une gouttière osseuse à lèvres très saillantes, et dont la profondeur atteint 4 à 5 millimètres; cette gouttière court tout le long du bord antérieur de la branche montante, commençant assez superficielle juste au-dessous du condyle, pour aller se terminer immédiatement en arrière du rebord alvéolaire (fig. 13, p. 659).

Le *muscle mylo-hyoïdien* est très développé, cependant il ne présente pas deux faisceaux comme chez le cobaye. Il prend origine sur la ligne mylo-hyoïdienne, remontant jusqu'au-dessus de l'orifice du canal dentaire. Le bord postérieur du muscle, très légèrement oblique en arrière, recouvre l'orifice du canal osseux (fig. 13, p. 659).

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 13, Pl. XXVII).

Chez le lapin comme chez les animaux précédents, l'aponévrose a une direction presque sagittale. Ici comme chez le cobaye, la fosse ptérygoïdienne est bien fermée et l'aile externe sépare nettement le muscle ptérygoïdien interne du muscle ptérygoïdien externe; nous voyons cependant l'arcade du segment supérieur du bord antérieur présenter une partie libre. Ceci tient à ce fait que la fosse ptérygoïdienne est très postérieure. L'aile externe ne vient pas au contact de la tubérosité maxillaire, mais elle en reste très éloignée, séparée d'elle par un large segment de la lame verticale du palatin; après avoir longé le bord postérieur et le bord inférieur de l'aile externe, le bord antérieur est obligé de présenter un segment libre pour gagner la tubérosité maxillaire.

Bord antérieur. — Le bord antérieur de l'aponévrose présente deux segments, un segment supérieur en forme d'arcade et un segment inférieur libre intermaxillaire; les deux segments sont séparés par une insertion osseuse à la tubérosité maxillaire. Le premier segment dans sa partie verticale s'insère très lâchement au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde; sa partie horizontale se fixe d'abord au bord inférieur de l'aile externe puis devenant libre gagne la tubérosité maxillaire en longeant la partie inférieure de la face externe de la lame verticale du palatin. Le segment inférieur intermaxillaire décrit une courbe à concavité antérieure, atteignant la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien, sur laquelle il se termine sur une ligne verticale passant par la dernière molaire. Dans sa partie terminale ce segment est longé par le nerf lingual.

Bord inférieur. — Le bord inférieur de l'aponévrose se fixe à la face profonde de la branche montante du maxillaire inférieur suivant une ligne oblique en bas et en avant, ligne qui commence très haut sous le condyle, passe en arrière et en dessous de l'orifice du canal dentaire, atteint le mylo-hyoïdien et se termine à sa face supérieur et interne en regard du bord antérieur. Cette insertion du bord inférieur se fait dans l'interstice linéaire qui sépare les

champs d'insertion du temporal et du ptérygoïdien interne. En arrière de l'orifice du canal dentaire le bord inférieur de l'aponévrose envoie un petit prolongement celluleux et faible sur le nerf mylo-hyoïdien.

Bord supérieur. — Le bord supérieur de l'aponévrose est très court. Parti de l'extrémité supérieure du bord postérieur de l'aile externe, de la ptérygoïde, il s'insère à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dedans du trou ovale, jusqu'à l'extrémité antérieure de la bulle tympanique. A ce niveau le bord supérieur change de direction, il se porte presque transversalement en dehors, légèrement en arrière, suivant la scissure située juste en avant de la bulle tympanique. Dans son ensemble le bord supérieur forme presque un angle droit ouvert en avant et en dehors.

Bord postérieur. — Le bord postérieur de l'aponévrose est libre, il est très court, car les insertions du ptérygoïdien interne remontent très haut le long du bord postérieur de la branche montante. Le bord postérieur, presque vertical, forme la lèvre interne de la boutonnière rétro-condylienne.

Face interne. — L'aponévrose vue par sa face interne est très mince, le muscle ptérygoïdien interne la recouvre en effet entièrement. L'aponévrose est mince, si mince en certains points qu'on ne la voit bien qu'en tendant les nerfs qui sont situés à sa face externe.

Dans tout le segment inférieur et sur toute la hauteur du segment antérieur on aperçoit très nettement au travers de la mince lame celluleuse le muscle temporal qui descend très bas sur la branche montante. Le temporal est *au contact* de la face externe du ptérygoïdien interne séparé de lui uniquement par la très mince lame celluleuse. Des nerfs se portent obliquement en bas en avant, croisant la direction de l'aponévrose. Le nerf lingual apparaît peu en arrière du bord postérieur de la ptérygoïde, il se porte obliquement en bas en avant pour atteindre l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose. Le dentaire inférieur se sépare du lingual à 5 millimètres au-dessous de la base du crâne, il chemine en arrière du lingual un peu plus vertical que lui. Le nerf mylo-hyoïdien naît très haut du bord postérieur du dentaire, il descend accolé à lui et il passe

immédiatement au-dessous de l'orifice du canal dentaire. Le nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose immédiatement au-dessous de la base de crâne.

On distingue mal l'artère maxillaire interne, qui chemine peu de temps à la face externe de l'aponévrose, elle s'engage tout de suite dans le canal ptérygoïdien.

Prolongement lingual. — Il existe chez le lapin, comme chez les autres animaux, un prolongement lingual falciforme allant se terminer un peu en arrière du sommet de l'arc maxillaire.

Lame vasculaire (fig. 14, Pl. XXVII).

La lame vasculaire est mince et celluleuse, très comparable à la lame qui existe chez le cobaye. Le *bord antérieur* est accolé au bord antérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. Le *bord inférieur* est presque horizontal, très légèrement oblique en bas et en avant, il passe au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire qui comme chez le cobaye est situé très en avant. Le *bord supérieur* très court s'insère à la base du crâne en dehors du trou ovale. *Le bord postérieur* très court s'insère sur le bord interne du condyle et sur le bord interne de son col en dedans des insertions du ptérygoïdien externe. Au travers de la lame celluleuse on aperçoit seulement le nerf dentaire inférieur et le lingual. L'artère maxillaire interne est au-dessus du bord antérieur de l'aponévrose comme chez tous les animaux; quant aux nerfs temporaux, ils n'affectent pas de rapports immédiats avec l'aponévrose, ils n'apparaissent pas à son bord supérieur, mais au travers d'un orifice creusé à la base de l'aile externe de la ptérygoïde. Les nerfs apparaissent en général en deux troncs accolés. Le tronc antérieur est formé par le temporo-buccal qui se porte horizontalement en avant, passant au-dessus du ptérygoïdien externe qui n'est formé que d'un seul faisceau; le nerf se divise en ses deux branches, temporal profond antérieur et buccal. Le tronc postérieur à peine sorti de l'os se porte en arrière à la face profonde du muscle temporal; il donne une branche ascendante, le temporal profond moyen, puis

continuant son trajet il se divise en temporal profond postérieur très grêle et nerf massétérin; celui-ci en avant du ptérygoïdien externe passe dans une boutonnière ostéo-musculaire en tout semblable à celle que nous avons vue chez le cobaye.

CHEVAL

Le crâne du cheval ne présente pas de fosse ptérygoïdienne; comme chez le chien les deux ailes sont accolées, mais d'une façon toute différente; alors que chez le chien l'aile externe est rudimentaire et que l'aile interne très développée dépasse en bas l'aile externe, la disposition est juste l'inverse chez le cheval.

L'apophyse ptérygoïde du sphénoïde (aile externe) est une lame mince aplatie de dehors en dedans, de forme quadrangulaire; oblique en bas en avant, elle s'articule en avant avec le palatin; son bord postérieur oblique en bas en avant est libre. La face externe de l'os haute de 1 centimètre 1/2 à 2 centimètres est lisse, excavée en une gouttière oblique en bas et en avant; le bord inférieur de l'os est épaissi, rugueux, déjeté en dehors.

La partie verticale ou gutturale du palatin prolonge en avant l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde et déborde un peu à sa face profonde, s'articulant avec elle.

L'os ptérygoïdien (aile interne) est une lame osseuse allongée, aplatie de dehors en dedans, haute de cinq millimètres environ, ses bords sont déchiquetés. L'os ptérygoïdien est disposé obliquement en bas en avant à la face interne de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde et à la face interne du palatin, son extrémité inférieure et antérieure est située très en avant de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde; cette extrémité est recourbée en crochet, c'est à son niveau que se réfléchit le tendon du péristaphylin externe.

Dans la partie qui répond à l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, l'os ptérygoïdien est situé tout contre la base du crâne, si bien que toute la face interne de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde est à découvert sur une hauteur de 1 centimètre et demi environ. Cette surface découverte est rugueuse et mamelonnée.

Si on regarde l'apophyse ptérygoïde par sa face externe, on voit au-dessus d'elle l'hiatus orbitaire, caché par un auvent osseux dont le bord antérieur libre vient se continuer avec la suture ptérygo-palatine oblique comme lui en bas et en avant.

L'hiatus orbitaire qui répond au fond de l'orbite est le point de convergence du conduit ptérygoïdien, du conduit vidien, du trou optique, du trou grand rond, de la fente sphénoïdale et du conduit pathétique.

Le *muscle ptérygoïdien externe* (fig. 15 et 16, Pl. XXVIII) est long de 8 centimètres et demi à 9 centimètres, il est appliqué contre la base du crâne. Le muscle est formé de deux faisceaux, un supérieur, un inférieur; ces deux faisceaux sont très inégaux. Le faisceau inférieur est volumineux; épais de 4 centimètres, le faisceau supérieur est très réduit, épais de 1 demi-centimètre à peine. Réunis ou tout au moins au contact dans leur partie postérieure, les deux faisceaux sont séparés en avant par le passage du tronc temporo-buccal. Dans son ensemble le muscle presque horizontal, très peu ascendant en dehors, se porte en arrière et en dehors. Le faisceau supérieur prend origine par des fibres charnues entremêlées de quelques fibres aponévrotiques dans leur partie antérieure seulement, sur la face superficielle de l'auvent osseux qui limite en dehors l'hiatus orbitaire. Le faisceau inférieur prend origine à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde au-dessous de l'hiatus orbitaire et plus bas sur la face externe de l'aile ptérygoïdienne, dans son segment postérieur formé par l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde excavée en gouttière oblique en bas en avant. L'origine du faisceau inférieur sur tout ce champ osseux se fait par des fibres charnues, entremêlées de quelques fibres aponévrotiques à la partie postérieure du champ, et à la limite toute antérieure par une lame aponévrotique qui recouvre le muscle sur sa face antéro-externe.

Les deux faisceaux réunis viennent s'insérer sur le col du condyle du maxillaire inférieur. Cette insertion musculaire se fait uniquement par des fibres charnues; la lame aponévrotique qui recouvre la face antéro-externe du muscle s'est en effet arrêtée à l'union du tiers externe et des deux tiers internes du muscle.

Le *muscle ptérygoïdien interne*, très fort et très développé, prend origine à la face interne de l'aile ptérygoïdienne, sur la face interne mamelonnée de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde et sur le bord postérieur rugueux de l'os ptérygoïdien oblique en bas en avant. L'origine se fait dans presque toute l'étendue par des fibres charnues qui se fixent directement sur l'os; à la partie inférieure seulement il existe quelques flammèches aponévrotiques qui descendent sur la face superficielle du muscle, surtout près de son bord postérieur; enfin au bord supérieur de l'os le muscle se fixe par une très forte lame aponévrotique qui descend sur la face interne de la masse charnue, jusqu'à l'union de son tiers inférieur et de son tiers moyen.

Le muscle épais, aplati, trapézoïdal, à grande base inférieure, avec un bord antérieur et un bord postérieur un peu obliques en bas en arrière, vient s'insérer sur le maxillaire inférieur. Le champ d'insertion est situé à la partie postérieure de la face interne du corps de l'os, et à la partie inférieure de la branche montante; ce champ est triangulaire, le sommet répond à l'angle de la mâchoire, qui est très arrondi chez le cheval, le côté inférieur longe le tiers postérieur du bord inférieur du corps, le bord postérieur remonte le long des deux tiers inférieurs du bord postérieur de la branche montante; la base oblique en bas en avant joint l'extrémité des deux bords en passant à 1 centimètre et demi au-dessous et en arrière de l'orifice d'entrée du canal dentaire. Des crêtes rugueuses au nombre de quatre à cinq parcourent ce champ, elles sont obliques en haut en avant. Dans tout ce champ, l'insertion se fait par des fibres charnues, sauf au niveau des crêtes où se fixent des lames aponévrotiques, qui remontent plus ou moins haut dans l'épaisseur du muscle. La base du champ d'insertion remonte jusqu'au contact de l'aponévrose. Les vaisseaux et les branches nerveuses abordent le muscle au niveau de son bord postérieur à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen, ils pénètrent obliques en bas en avant dans l'épaisseur du muscle, et en les suivant on peut facilement cliver le muscle en deux plans : un interne formé par les fibres se détachant de la lame aponévrotique; un externe entièrement charnu. Leisering divise le muscle en deux

portions, une portion postérieure petite et une portion antérieure plus développée.

Le *muscle temporal* descend bas sur la face interne de la branche montante au-dessous de l'apophyse coronoïde, les insertions se font jusqu'au-dessus de l'orifice du canal dentaire ; ces insertions se font par des fibres charnues. De plus insertion sur le bord antérieur de l'apophyse coronoïde et sur la branche montante par des fibres aponévrotiques dont les plus antérieures vont se continuer par une intrication aponévrotique, sur le bord antérieur et supérieur du muscle buccinateur, formant le toit d'une loge musculo-aponévrotique où nous verrons cheminer le très gros nerf buccal.

Le *muscle mylo-hyoïdien* reste nettement en avant de la région.

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 15, Pl. XXVIII).

L'aponévrose interptérygoïdienne, sagittalement dirigée, est de forme quadrilatère.

Bord antérieur. — Le bord antérieur présente encore ici comme chez tous les animaux qui ne possèdent qu'une lame ptérygo-palatine, un segment supérieur en forme d'arcade qui entoure le ptérygoïdien externe, et un segment inférieur intermaxillaire. Le segment supérieur se détache de la base du crâne immédiatement en arrière de la lame ptérygo-palatine, il se porte presque verticalement en bas en croisant le bord postérieur du ptérygoïdien externe, puis il se porte horizontalement en avant en croisant la face inférieure du muscle ; il atteint ainsi la tubérosité maxillaire sur laquelle il prend une insertion de 2 cent. 5 à 3 centimètres. Le segment inférieur du bord antérieur est intermaxillaire, il se porte en bas, très légèrement en avant, atteignant le bord postérieur du ligament ptérygo-maxillaire, auquel il s'accole en restant cependant facilement séparable. Décrivant à son extrémité inférieure une légère courbe à convexité antérieure, le bord antérieur vient se terminer sur la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien.

Bord inférieur. — Le bord inférieur de l'aponévrose commence

sur le bord postérieur de la branche montante, à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen; fortement oblique en bas en avant, il arrive à un centimètre en arrière de l'orifice du canal dentaire; se portant horizontalement en avant, le bord inférieur passe sous l'orifice du canal dentaire et atteint le bord postérieur du muscle mylo-hyoïdien qu'il double pour se terminer à sa face supéro-interne. Le bord inférieur de l'aponévrose dans son tiers supérieur et postérieur est très peu adhérent à l'os; au contraire, dès qu'il atteint la région du canal dentaire le bord inférieur adhère fortement à l'os; à ce niveau il va donner une expansion renforcée par des fibres nacrées verticales, longue de 11 centimètres environ, qui accompagne sur toute son étendue le nerf du mylo-hyoïdien. Cette expansion se perd en s'amincissant au moment où le nerf pénètre dans la face inférieure et externe du muscle. L'expansion mylo-hyoïdienne est beaucoup plus large que chez tous les autres animaux, elle déborde fortement le nerf en avant et en arrière; en avant elle le déborde de 1 centimètre à 1 cent. 5, atteignant ainsi le muscle mylo-hyoïdien; en arrière elle déborde le nerf de près de 2 centimètres, arrivant au contact des insertions les plus antérieures du ptérygoïdien interne.

Bord supérieur. — Le bord supérieur de l'aponévrose est long de 8 centimètres à 8 cent. 5. Il s'insère comme chez tous les animaux à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde et plus en arrière sur la scissure tympano-squameuse. L'insertion de ce bord supérieur est presque tout entière en arrière de l'insertion du muscle ptérygoïdien interne.

Bord postérieur. — Le bord postérieur est libre, il est assez fort et assez résistant, tendu entre l'extrémité externe de la scissure tympano-squameuse et le bord postérieur de la branche montante, à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen. Son bord postérieur limite la boutonnière rétro-condylienne dans laquelle s'engagent les vaisseaux maxillaires internes et le nerf auriculo-temporal.

Face interne. — Si on examine l'aponévrose par sa face interne, on constate que sa partie postérieure est plus forte, qu'elle est parcourue par des tractus aponévrotiques assez résistants qui lui

donnent un aspect de lame fibreuse; la partie antérieure est mince et celluleuse, se moulant sur les organes sous-jacents. La partie renforcée est triangulaire à base supérieure cranienne, à sommet inférieur maxillaire; cette partie renforcée répond à toute la région qui est laissée à découvert par le muscle ptérygoïdien interne. Par transparence dans toute l'étendue de l'aponévrose on aperçoit les vaisseaux et les nerfs de la région. Le nerf lingual apparaît sous forme d'un gros nerf aplati rubané et fasciculé oblique en bas et en avant, il n'apparaît nettement qu'à l'union du tiers supérieur et du tiers moyen de l'aponévrose; dans sa partie supérieure il est masqué par la partie renforcée de la lame, et par une couche graisseuse assez épaisse qui double cette lame en dehors; le nerf atteint l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose.

La corde du tympan croise très obliquement la région, elle vient se jeter sur le bord postérieur du lingual. Le dentaire inférieur est en arrière du lingual, il se sépare de lui sous un angle très aigu; le nerf aplati assez nettement divisé en deux faisceaux peut être suivi sur une longueur de 8 centimètres environ. Le nerf mylo-hyoïdien naît très haut de la face postérieure du dentaire inférieur, il naît au moment où le dentaire se sépare du lingual. L'auriculo-temporal est également un gros nerf rubané, on l'aperçoit oblique en arrière et en bas masqué par le segment renforcé de l'aponévrose, il va sortir par la boutonnière rétro-condylienne. Le nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose tout contre la base du crâne à 1 centimètre en arrière du bord postérieur de la lame ptérygo-palatine. Le nerf est accompagné d'une artère qui perfore l'aponévrose à côté de lui; par transparence on voit très bien cette artère naître de la maxillaire interne au moment où elle va s'engager dans le conduit ptérygoïdien. L'artère ptérygoïdienne, après avoir perforé l'aponévrose, se divise en deux branches, une accompagnant le nerf, l'autre pénétrant plus en avant dans la face interne du muscle.

L'artère maxillaire interne pénètre dans la région par la boutonnière rétro-condylienne, elle est presque directement ascendante, très légèrement oblique en avant; la corde passe sur la face interne de

l'artère, qui elle-même passe sur la face externe du tronc du maxillaire inférieur pour gagner le conduit ptérygoïdien, conduit situé nettement en avant et en dehors de l'orifice de sortie du nerf maxillaire inférieur. L'auriculo-temporal reste entièrement au-dessus et en arrière de l'artère. Dans son très court segment entre la boutonnière rétro-condylienne et l'entrée du canal ptérygoïdien l'artère donne des branches collatérales. Une artère assez volumineuse naît immédiatement en avant de la boutonnière rétro-condylienne, elle se porte en bas et en avant, passe à la face externe du nerf mylohyoïdien, arrive au bord postérieur du nerf dentaire inférieur, gagne sa face externe et pénètre avec lui dans le trou dentaire. De cette artère dentaire inférieure naît une autre branche volumineuse qui va croiser la face externe du dentaire inférieur, puis la face externe du lingual; en avant de ce nerf elle se divise en deux rameaux : un rameau descend le long du lingual en avant de lui; l'autre rameau se porte horizontalement en avant gagnant la tubérosité maxillaire. Une autre artère née de la maxillaire interne accompagne la corde du tympan en cheminant en avant et au-dessus d'elle.

Prolongement lingual. — Le prolongement lingual existe ici avec la disposition qu'il a partout ailleurs.

Lame vasculaire (fig. 16, Pl. XXVIII).

Chez le cheval la disposition de la lame vasculaire est assez complexe, car nous trouvons, outre la lame proprement dite, une aponévrose sagittale qui tapisse la face profonde de l'os maxillaire inférieur et un repli entraîné par l'artère temporale profonde moyenne au-devant du ptérygoïdien externe; nous retrouvons donc la diposition déjà vue chez le chien. La lame vasculaire proprement dite est mince et ne présente aucun renforcement.

Le *bord antérieur* n'est pas dans toute son étendue confondu avec le bord antérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne; il présente trois segments. Le segment supérieur est vertical, il se fixe à la partie postérieure de l'auvent osseux qui masque l'hiatus orbitaire, il est là situé juste en arrière des origines du ptérygoïdien

externe. Le deuxième segment se porte presque horizontalement en arrière, allant rejoindre le sommet de la courbe que décrit le bord antérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne. Le troisième segment se confond avec la partie inférieure du bord antérieur de l'aponévrose.

Le *bord inférieur* s'insère sur la face interne de la branche montante du maxillaire inférieur, juste au-dessous de la lame externe sagittale, absolument comme chez l'homme. Ce bord se porte presque horizontalement en avant, passant à trois centimètres au-dessous de l'échancrure sigmoïde, il rejoint le bord antérieur après un trajet de 4 centimètres environ.

Le *bord supérieur* de la lame vasculaire s'insère à la partie inférieure de la fosse temporale par de très minces tractus aponévrotiques; il vient toucher l'articulation temporo-maxillaire en arrière et donne même quelques fibres au ménisque intra-articulaire. Le bord supérieur quitte le contact de l'os à un moment et ainsi est formée une arcade aponévrotique au-dessus de laquelle passent le nerf temporal profond moyen et le nerf temporo-massétérin. Le temporal profond moyen devient tout de suite ascendant, le temporo-massétérin donne le temporal profond postérieur, puis le nerf massétérin gagne l'échancrure sigmoïde et se distribue au muscle masséter absolument comme chez l'homme.

Le *bord postérieur* de la lame vasculaire s'insère à l'extrémité interne du condyle du maxillaire et au bord interne du col du condyle sur une hauteur de 3 centimètres en dedans de l'insertion du ptérygoïdien externe.

Chez le cheval il existe comme chez l'homme une lame externe sagittale qui tapisse la face interne du maxillaire inférieur au niveau de la branche montante; cette lame atteint le bord inférieur de l'échancrure sigmoïde et là elle se continue par une expansion triangulaire, appliquée sur le tiers postérieur de la face externe du ptérygoïdien externe. Cette lame contient dans son épaisseur l'artère temporale profonde moyenne. Le bord supérieur de cette expansion se confond au niveau de l'os avec l'insertion du bord supérieur de la lame vasculaire; son bord externe vertical se continue avec la lame externe sagittale, son bord libre oblique en haut, en avant, en dedans,

contient l'artère; l'artère atteint la fosse temporale au niveau du nerf temporal profond moyen, elle se divise en deux branches : une monte en avant du nerf; l'autre plus antérieure se porte horizontalement en avant et va s'anastomoser avec une artère qui sort par un orifice osseux qui perfore la base de l'auvent de l'hiatus orbitaire. Cette dernière artère est probablement la temporale profonde antérieure. Le nerf temporo-buccal apparaît entre les deux faisceaux du ptérygoïdien externe, il a perforé l'aponévrose au-dessus d'une petite arcade de renforcement; le nerf apparaît entouré d'un plexus veineux. Le nerf temporo-buccal se divise rapidement, le temporal profond antérieur est très grêle, il prend tout de suite un trajet ascendant, et gagne les fibres les plus antérieures du muscle temporal; il se perd très rapidement dans l'épaisseur du muscle alors que l'artère temporale profonde antérieure monte beaucoup plus haut. Le nerf buccal très volumineux, fasciculé, se porte en bas et en avant, dans son trajet en avant du ptérygoïdien externe, le nerf a au-dessus et en avant de lui un tendon émané de la partie antérieure du muscle temporal. Ce tendon se porte vers le bord antérieur et supérieur du buccinateur, ses fibres vont s'intriquer avec celles du buccinateur; le tendon recouvre le nerf buccal qui dans sa partie antérieure est rejoint par une artère née de la maxillaire interne au moment où celle-ci sort du crâne.

Dans la région postérieure et inférieure de l'aponévrose on aperçoit par transparence le lingual et le dentaire inférieur. L'artère maxillaire interne sortie par l'hiatus orbitaire, chemine sous-jacente au nerf maxillaire supérieur, elle n'est pas masquée par la lame vasculaire, mais elle est au-dessus d'elle, recouverte par une couche de tissus cellulaires indépendante de la lame. Nous avons vu plus haut l'artère temporale profonde moyenne croisant la face antéro externe du ptérygoïdien externe en cheminant dans une gaine cellulo-fibreuse propre.

CHEVREUIL

Chez le chevreuil il n'y a pas de fosse ptérygoïdienne, mais seulement comme chez le chien, le cheval et le bœuf une lame ptérygo-

palatine, où les trois os (apophyse ptérygoïde, palatin et os ptérygoïdien) sont accolés.

Le *muscle ptérygoïdien interne* prend origine à la partie antérieure de la face externe de la lame à son bord inférieur et à son bord postérieur, en arrière l'origine déborde à la face inférieure du sphénoïde jusqu'à l'apophyse des péristaphylins. Les origines se font par des fibres charnues dans tout le champ situé à la face externe de la lame, au niveau du bord inférieur et du bord postérieur, l'origine se fait par une lame aponévrotique qui descend sur la face interne du muscle sur les deux tiers de sa hauteur.

Le muscle forme une lame épaisse trapézoïdale qui se porte en bas et fortement en arrière; la grande base est supérieure, la petite base est inférieure, les deux bords sont très obliques en bas en arrière, le postérieur notamment à cause de la très forte saillie de l'apophyse angulaire.

L'insertion se fait au niveau de la face interne du maxillaire sur une surface triangulaire dont le sommet répond à l'angle de la mâchoire, dont la base, oblique en bas et en avant, passe 1 centimètre en arrière et au-dessous de l'orifice du canal dentaire. L'insertion se fait par des fibres charnues entremêlées de tendinets aponévrotiques sur toute la surface; au niveau de la base elle-même on voit se fixer une lame aponévrotique qui remonte sur tout le tiers inférieur de la face externe du muscle (fig. 14, p. 675).

Les fibres les plus postérieures et les plus supérieures du muscle se portent presque horizontalement en arrière, formant un faisceau qui d'abord au contact de la base du crâne s'en écarte en s'élargissant en éventail, et va s'insérer à la partie moyenne du bord postérieur de la mâchoire inférieure. Nous retrouverons chez le bœuf un faisceau analogue. C'est au niveau de ce faisceau, au niveau de son tiers moyen que le nerf pénètre dans le muscle (fig. 14, p. 675).

Le *muscle ptérygoïdien externe* est formé de deux faisceaux. Le faisceau supérieur est peu développé, il prend origine sur le tubercule sphénoïdal qui est bien marqué et sur le tiers antérieur du plan sous-temporal; une partie des fibres du muscle s'intriquent à ce niveau avec des fibres d'origine du muscle temporal. Le faisceau inférieur beaucoup plus developpé prend origine sur la face externe

de la lame ptérygoïdienne en arrière et au-dessus des origines du ptérygoïdien interne qui l'encadrent en avant et en bas. Les origines de ce faisceau se font par des fibres charnues entremêlées à leur partie supérieure de quelques fibres aponévrotiques. Les deux faisceaux sont aplatis de haut en bas, entièrement charnus, sauf l'inférieur qui présente sur toute l'étendue de sa face supérieure une lame aponévrotique très nette. L'ensemble du muscle se porte horizontalement en arrière et en dehors, il vient s'insérer sur la face antérieure du col du condyle par des fibres charnues entremêlées de quelques fibres aponévrotiques. Entre les deux faisceaux du muscle existe un interstice plus haut en dedans qu'en dehors; la lèvre supérieure de cet interstice est charnue, sa lèvre inférieure est aponévrotique.

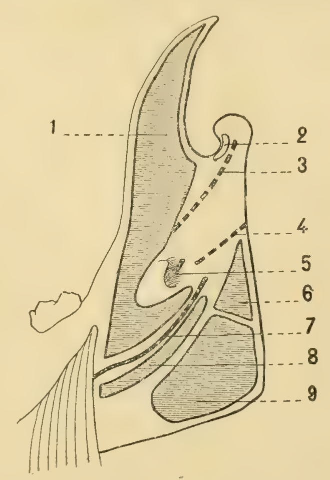


Fig. 14. — La face interne du maxillaire inférieur chez le Chevreuil. — 1. Les insertions du faisceau superficiel du temporal. — 2. Les insertions du ptérygoïdien externe. — 3. Insertion de la lame vasculaire. — 4. Insertion du bord inférieur de l'aponévrose interptérygoïdienne. — 5. Le nerf dentaire pénétrant dans son canal osseux. — 6. Le faisceau postérieur du ptérygoïdien interne. — 7. Le nerf mylo-hyoïdien. — 8. Le faisceau profond du temporal. — 9. Les insertions du faisceau antérieur du ptérygoïdien interne.

Le *muscle temporal* vient s'insérer à la face interne de la branche montante sur une très longue surface. On peut reconnaître facilement deux plans au muscle temporal à ce niveau. Un plan superficiel est très étendu, il s'insère (fig. 14, p. 675) sur un champ triangulaire dont la base courbe à concavité postérieure, répond au bord postérieur de l'apophyse coronoïde, et à la moitié antérieure de l'échancrure sigmoïde: le sommet est situé juste en avant du trou dentaire; le bord antérieur longe le bord antérieur de l'apophyse coronoïde, puis le bord antérieur de la branche montante; le bord postérieur est très fortement oblique en bas en avant. Ce champ couvre ainsi toute la face interne de l'apophyse coronoïde et une grande partie de la face interne de la branche montante, ses 2/3 antérieurs en haut, une partie de plus en plus restreinte en bas. Ce plan

superficiel du temporal est entièrement charnu, sauf à sa partie toute superficielle où quelques fibres aponévrotiques se fixent à la face interne de l'apophyse coronoïde. Le plan profond du muscle temporal s'insère au-dessous du trou dentaire et de l'origine de la gouttière mylo-hyoïdienne; il se fixe sur une surface rectangulaire peu élevée, étendue obliquement en bas en avant, commençant 5 millimètres environ en arrière du trou dentaire, passant au-dessous de lui et venant se terminer en s'élargissant au-dessous des insertions du faisceau supérieur qui se terminent là en pointe et, *immédiatement en arrière* des insertions postérieures du muscle mylo-hyoïdien, les deux muscles échangent même quelques fibres à ce niveau. Les insertions sur tout ce champ se font directement par des fibres charnues entremêlées de quelques fibres aponévrotiques. Il résulte de cette disposition que le nerf dentaire inférieur s'insinue entre les deux faisceaux du muscle temporal pour gagner le canal dentaire. Le nerf mylo-hyoïdien s'est détaché du dentaire inférieur juste en arrière du bord postérieur du muscle temporal, il s'engage également entre les deux faisceaux glissant dans un canal ostéo-musculaire que lui forme la face interne de la branche montante en dehors, le faisceau profond du muscle temporal en dedans; il apparaît juste au bord antérieur du muscle temporal pour atteindre immédiatement la face inféro-externe du muscle mylo-hyoïdien.

Le *muscle mylo-hyoïdien* reste nettement en avant (fig. 14, p. 675).

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 17, Pl. XXIX).

Dans son ensemble l'aponévrose interptérygoïdienne est disposée d'une façon absolument identique à celle des autres animaux, mais le segment antérieur situé en avant du nerf lingual est tellement mince qu'on ne peut arriver à le disséquer; il n'y a entre le temporal et le ptérygoïdien interne qu'une couche cellulaire si ténue qu'on ne peut l'isoler sous forme d'une lame continue. L'aspect du bord antérieur de l'aponévrose se trouve ainsi très nettement modifié.

Bord antérieur. — Le bord antérieur de l'aponévrose présente deux segments comme chez tous les animaux à tête allongée. Le segment supérieur est libre et forme une arcade à concavité antérieure. Dans ce segment le bord antérieur quittant la base du crâne descend d'abord verticalement au bord postérieur du ptérygoïdien externe, croisant ce bord à sa partie moyenne, puis se portant horizontalement en avant au-dessous du ptérygoïdien le bord antérieur atteint la tubérosité maxillaire sur laquelle il se fixe. Le segment inférieur, par suite de la structure de la lame celluleuse, ne peut être décrit comme tendu entre les deux maxillaires, il ne se détache pas comme chez les carnassiers, les rongeurs et le cheval, de l'extrémité antérieure de l'arcade, mais il apparaît plus en arrière au sommet de l'arcade, à l'union de sa portion verticalement descendante et de sa portion horizontale. Le segment inférieur du bord antérieur très court, long de 6 à 7 millimètres, est longé par le nerf lingual; il se porte obliquement en bas et en avant et croisant la face interne du muscle temporal qui descend particulièrement bas, il se termine sur la partie moyenne de la face interne de ce muscle à la hauteur du rebord alvéolaire.

Bord inférieur. — Le bord inférieur, long de 1 cent. 5 environ, est oblique en bas et en avant. Il part du bord postérieur de la branche montante à l'union de son tiers supérieur et de son tiers moyen, il atteint le bord postérieur du muscle temporal au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire qui est recouvert par le muscle temporal. En ce point le bord inférieur de l'aponévrose change de direction, il devient ascendant longeant le bord postérieur, du muscle temporal sur une hauteur de 5 à 6 millimètres, croisant dans ce trajet la face interne du nerf mylo-hyoïdien, puis du nerf dentaire inférieur qui disparaissent sous le temporal. Changeant de nouveau de direction, le bord inférieur de l'aponévrose se porte en bas en avant sur la face interne du muscle temporal qu'il croise, il se perd sur cette face interne au-dessous du nerf lingual qu'il a longé quelques millimètres au-dessous de lui; le bord inférieur se termine en regard du bord antérieur séparé de la terminaison de celui-ci par le nerf lingual. Le bord inférieur de l'aponévrose n'émet pas de prolongement inférieur mylo-hyoïdien, en effet le

nerf dès qu'il apparaît au bord inférieur de l'aponévrose s'engage entre le maxillaire inférieur en dehors, le muscle temporal en dedans, il est complètement masqué dans ce canal ostéo-musculaire.

Bord supérieur. — Le bord supérieur est extrêmement court, il ne mesure guère que 1 cent. 5, il est horizontal; il se fixe à la base du crâne, s'insérant à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dedans du trou ovale et plus en arrière sur la scissure tympano-squameuse. Entre le trou ovale et la scissure tympano-squameuse il existe une saillie osseuse de forme triangulaire à base supérieure; le bord supérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne s'insère au bord antérieur, à la pointe et au bord postérieur de cette saillie. Le chevreuil est le seul animal chez qui nous ayons trouvé à la base du crâne, en arrière du trou ovale, une saillie osseuse répondant par sa situation à l'épine du sphénoïde de l'homme.

Bord postérieur. — Le bord postérieur de l'aponévrose est libre, il limite en dedans la boutonnière rétro-condylienne, il est en tout comparable au bord postérieur que l'on trouve chez tous les animaux.

Face interne. — Dans son ensemble l'aponévrose est faible, celluleuse, chargée de graisse par places. Sa partie toute postérieure seule est renforcée par quelques tendinets aponévrotiques; cette région renforcée répond à l'espace laissé libre par le muscle ptérygoïdien interne dont le bord postérieur est très oblique en bas et en arrière.

Au travers de la lame celluleuse on aperçoit le nerf lingual qui longe presque son bord antérieur, en croisant obliquement en bas et en avant la face interne du muscle temporal, le nerf reçoit assez haut sur son bord postérieur la corde du tympan qui émerge hors de la base du crâne en arrière de la saillie osseuse que nous avons vue; la corde du tympan est cachée en certains points par les lobules graisseux compris dans l'épaisseur de l'aponévrose. Le dentaire inférieur, donnant le nerf mylo-hyoïdien assez haut, est difficile à voir à cause des amas graisseux; le dentaire inférieur et le nerf mylo-hyoïdien ne tardent pas du reste à disparaître à la face externe du muscle temporal s'insinuant entre lui et l'os. Le

nerf du ptérygoïdien interne perfore l'aponévrose à la base du crâne en avant de la saillie osseuse que nous avons vue plus haut.

Prolongement lingual. — Le prolongement lingual est un peu différent de ce qu'il est chez les autres animaux. Le bord antérieur et le bord inférieur de l'aponévrose s'arrêtent, ou semblent s'arrêter plus en arrière, ils ne gagnent pas la face supérieure et interne du muscle mylo-hyoïdien, mais s'arrêtent à la face interne du muscle temporal. Il en résulte que le prolongement lingual, qui dans son ensemble a la même forme que chez les autres animaux, présente une plus grande largeur et chemine d'abord sur la face interne du temporal, avant d'atteindre la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien.

Lame vasculaire (fig. 18, Pl. XXIX).

Chez le chevreuil la lame vasculaire a une disposition très simple, elle est formée d'un seul feuillet et ne présente aucune expansion. Très mince la lame est grossièrement quadrilatère.

Le *bord antérieur* tombe, presque vertical, accolé au bord antérieur de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne, sauf au niveau du prolongement antérieur de celle-ci, la lame vasculaire n'a pas de prolongement identique. En bas le bord antérieur se termine un peu en arrière du bord antérieur de l'aponévrose, au niveau du bord postérieur du muscle temporal.

Le *bord inférieur*, très fortement oblique en bas et en avant, longe le bord postérieur de l'insertion du temporal, il n'atteint pas le trou dentaire, mais s'arrête nettement au-dessus et en arrière de lui.

Le *bord supérieur* s'insère à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde, et ne remonte pas jusqu'à la fosse temporale. Les nerfs temporal profond moyen et temporo-massétérin apparaissent au bord supérieur de l'aponévrose. Dès qu'il apparaît au bord supérieur du ptérygoïdien externe, le tronc temporo-massétérin se divise en ses deux branches terminales; le temporal profond postérieur pénètre tout de suite dans le muscle, le massétérin va s'engager dans une boutonnière musculaire et fibreuse située en

avant du ptérygoïdien externe, boutonnière limitée en arrière et en haut par la racine transverse du zygoma doublée de tissu fibreux, en avant par le bord postérieur du muscle temporal, qui croise la face externe du ptérygoïdien externe près de ses insertions, pour venir s'insérer à la face interne de la branche montante juste au-dessous de lui.

Le *bord postérieur* très court s'insère presque verticalement sur le col du condyle en dedans des insertions du ptérygoïdien externe. Au travers de la lame mince et celluleuse, on n'aperçoit par transparence que le dentaire inférieur et le lingual, et seulement leur partie inférieure, car la partie supérieure de la lame vasculaire est masquée par le muscle ptérygoïdien externe. Le nerf temporo-buccal, après avoir perforé la lame, apparaît entre les deux faisceaux du ptérygoïdien externe; il est entouré d'une lame celluleuse; aussitôt après avoir perforé le muscle ptérygoïdien externe, il donne un rameau au temporal, c'est le temporal profond antérieur; le buccal se porte en bas en avant, croisant la face superficielle du faisceau inférieur du ptérygoïdien externe, et la face superficielle de l'artère maxillaire interne appliquée sur le muscle. Le nerf est caché superficiellement par le muscle temporal; au moment où il atteint le bord antérieur du muscle, le buccal donne une collatérale longue et grêle, qui remonte le long du bord antérieur du muscle assez haut dans la fosse temporale.

L'artère maxillaire interne est en avant de la lame vasculaire, nous l'avons trouvée de variété superficielle, elle a doublé la lame vasculaire, en s'insinuant entre le maxillaire inférieur et l'angle postéro-inférieur de la lame vasculaire; elle se place sur la face superficielle du muscle ptérygoïdien externe, et décrit une courbe très nette, à concavité supérieure et postérieure, pour gagner l'arrière-fond de la fosse ptérygo-maxillaire.

BŒUF

Chez le bœuf comme chez le cheval il n'y a pas de fosse ptérygoïde, il n'existe qu'une seule lame osseuse, lame ptérygo-palatine, formée par l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, la portion verti-

cale du palatin et l'os ptérygoïdien. Cette lame est grossièrement trapézoïdale à grande base supérieure, son bord postérieur est oblique en bas en avant, et mesure 9 centimètres de long chez les sujets de taille moyenne.

L'apophyse ptérygoïde du sphénoïde forme le quart postérieur et supérieur de la lame osseuse. La portion verticale du palatin échancrée à sa partie postérieure et supérieure constitue les trois autres quarts de la lame ptérygo-palatine; il en résulte que la ptérygoïde du sphénoïde s'articule par son bord antérieur et son bord inférieur avec le palatin; celui-ci déborde du reste un peu en dedans, sur la face interne de la ptérygoïde. Le palatin sur sa face externe présente les traces d'une forte insertion musculaire.

L'os ptérygoïdien est assez large, il mesure un centimètre et demi environ; c'est une lamelle osseuse, aplatie de dehors en dedans; il est appliqué obliquement en avant et en dedans, sur la face interne de la lame, il recouvre la suture entre le bord antérieur de la ptérygoïde et le palatin, débordant peu en avant sur le palatin, il atteint en arrière le bord postérieur de la lame ptérygo-palatine, ne laissant libre, tout en haut, qu'une petite surface de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde. L'extrémité inférieure de l'os ptérygoïdien est recourbée en crochet, son bord postérieur épaissi et rugueux est creusé d'une gouttière longitudinale, qui rappelle la fossette scaphoïde et la gouttière qui la prolonge.

Le trou grand rond surplombe l'apophyse ptérygoïde. Sous le nom de trou grand rond, on décrit chez les bovidés un large orifice formé par le fusionnement du trou grand rond, de la fente sphénoïdale et du conduit pathétique.

Chez le bœuf le muscle ptérygoïdien externe est très développé, bien que Chauveau et Arloing avancent que ce muscle n'existe pas chez les ruminants.

Le *ptérygoïdien externe* est formé de deux faisceaux bien distincts, un faisceau supérieur, qui a 1 centimètre à 1 cent. 5 d'épaisseur; un faisceau inférieur, qui a de 4 centimètres à 4 cent. 5 d'épaisseur. Le faisceau supérieur prend origine sur le sphénoïde immédiatement en arrière du trou grand rond sur le volet osseux, qui limite en dehors ce trou, et qui est situé juste au-dessous de

l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde. Cette origine se fait par des fibres charnues, entremêlées de quelques rares fibres aponévrotiques. Le muscle formé de fibres parallèles est accolé à la base du crâne, il se porte en dehors un peu en arrière, et va se fixer par des fibres charnues, entremêlées de très nombreuses fibres aponévrotiques, sur la partie interne du col du condyle du maxillaire inférieur. Le faisceau inférieur, beaucoup plus volumineux, prend

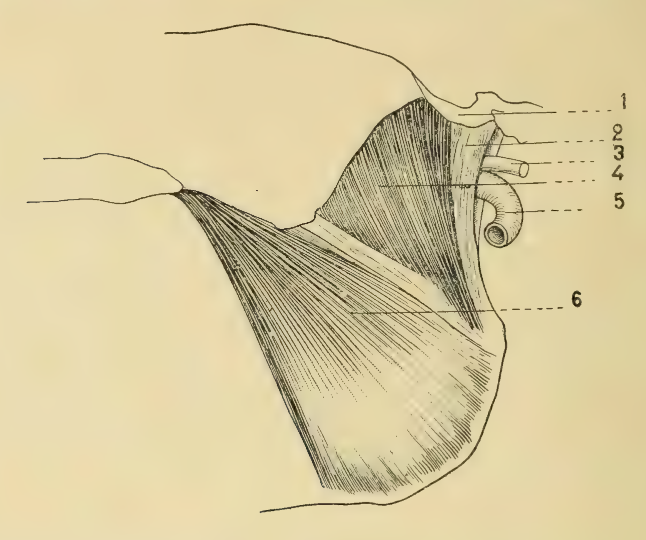


Fig. 15. — Le ptérygoïdien interne du Bœuf. — 1. La bulle tympanique. — 2. La partie postérieure renforcée de l'aponévrose. — 3. Le nerf auriculo-temporal. — 4. Le faisceau postérieur superficiel du ptérygoïdien interne. — 5. L'artère maxillaire interne. — 6. Le faisceau antérieur et interne du ptérygoïdien. Le faisceau antérieur et externe est en blanc débordant le précédent en arrière.

origine sur la face externe de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, c'est-à-dire au-dessous du faisceau précédent, au-dessus et en arrière du ptérygoïdien interne. Cette origine se fait par des fibres charnues entremêlées de fibres aponévrotiques, et au bord supérieur du faisceau par une lamelle tendineuse, que nous verrons se continuer à la face supérieure du faisceau, répondant à la face inférieure du faisceau supérieur. Du reste des fibres naissent de la face inférieure de cette aponévrose, se mélangeant aux autres fibres du faisceau. Le faisceau inférieur du ptérygoïdien externe placé exactement au-dessous du faisceau supérieur se porte paral-

lèlement à lui, en dehors et un peu en arrière, allant se fixer sur le maxillaire inférieur au-dessous du faisceau supérieur.

Le *muscle ptérygoïdien interne* (fig. 15, p. 682) prend origine sur le versant externe de la lame ptérygoïdienne, à son bord inférieur et à son bord postérieur. Sur la face externe, il prend origine sur le palatin en avant des origines du ptérygoïdien externe, qui se font sur l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde. Au bord inférieur les origines se font sur le bord inférieur épaissi et rugueux du palatin, en avant du crochet de l'os ptérygoïdien. Au bord postérieur de la lame, les origines se font sur le bord postérieur de l'apophyse ptérygoïde du sphénoïde, immédiatement en dehors de la gouttière longitudinale du bord postérieur de l'os ptérygoïdien dans laquelle se fixe le muscle péristaphylin externe. Les origines se prolongent en avant sur la tubérosité maxillaire un peu au-dessus du bord inférieur du palatin, et en arrière à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dehors de l'apophyse des péristaphylins et un peu sur cette apophyse. Ces origines se font à la face externe du palatin directement par des fibres charnues, sauf à la partie supérieure, où il existe une lame aponévrotique, descendant sur le tiers supérieur de la face externe du muscle; au bord postérieur de la ptérygoïde, le muscle se fixe par des fibres charnues, entremêlées de flammèches aponévrotiques. En avant les origines à la tubérosité maxillaire se font par un fort tendon; au bord inférieur de la ptérygoïde également par une lame tendineuse, qui masque les deux tiers antérieurs de la face interne du muscle. Les origines, à la base du crâne et sur l'apophyse des péristaphylins, se font par des fibres charnues entremêlées de flammèches aponévrotiques.

Le muscle forme dans son ensemble une large masse charnue trapézoïdale à grande base supérieure, à bord postérieur, presque vertical, à bord antérieur très fortement oblique en bas et en arrière.

Toutes les fibres viennent s'insérer à la face profonde du maxillaire inférieur dans la région de l'angle; l'insertion se fait par des fibres charnues entremêlées de flammèches aponévrotiques sur un grand champ triangulaire. Le bord postérieur de ce champ répond à la moitié inférieure du bord postérieur de la branche montante;

le bord inférieur répond au quart postérieur du bord inférieur de l'os; la base joignant l'extrémité de ces deux lignes est oblique en bas et en avant passant à 2 centimètres 5 en arrière et au-dessous du trou dentaire. *La partie antérieure de ce champ d'insertion triangulaire est au contact avec les fibres inférieures du temporal qui se fixent sur l'os immédiatement au-dessus et en avant.*

On peut diviser le muscle ptérygoïdien interne en trois faisceaux : deux faisceaux antérieurs, un externe, un interne, dont les fibres sont obliques en bas et en arrière, et un faisceau postérieur plus superficiel, qui vient de la base du crâne en arrière de la lame ptérygo-palatine; les fibres de ce faisceau postérîeur ont une direction qui se rapproche beaucoup de la verticale.

Le temporal s'insère par deux faisceaux sur le maxillaire inférieur : un faisceau externe appliqué sur l'os, un faisceau interne séparé de l'os par l'épaisseur du faisceau externe.

Le faisceau externe est entièrement charnu, il s'insère : 1° sur la face interne de l'apophyse coronoïde qui remonte très haut; 2° au-dessous de l'échancrure sigmoïde venant toucher presque le champ d'insertion du ptérygoïdien externe; 3° sur les trois quarts antérieurs de la face interne du maxillaire inférieur depuis l'échancrure sigmoïde jusqu'au niveau du trou dentaire inférieur.

Le faisceau interne est formé par une mince lamelle aponévrotique qui recouvre la face interne du faisceau précédent; *le faisceau va s'insérer au-dessous du trou dentaire.* Il encadre le trou dentaire s'insérant en arrière de lui, puís au-dessous de lui, il se prolonge en avant sur un plan inférieur à lui. La partie antérieure de l'insertion est plus forte, elle se fait par une lame aponévrotique résistante qui se fixe sur un champ osseux quadrilatère de 3 centimètres de haut environ. Il faut faire remarquer que le nerf dentaire inférieur *glisse entre les deux faisceaux* du muscle temporal; on ne voit pas sa pénétration dans le canal dentaire quand on regarde par la face interne; le nerf du mylo-hyoïdien qui est né de la partie cachée du dentaire inférieur glisse entre l'os et la partie renforcée du faisceau interne, apparaissant au bord antérieur de ce faisceau.

Les fibres les plus antérieures du muscle temporal ne s'insèrent pas sur le maxillaire inférieur, mais un tout petit faisceau ayant

longé le bord antérieur de la coronoïde se porte en avant et vient se perdre sur le bord supérieur et antérieur du muscle buccinateur, entrecroisant ses fibres avec les siennes. Comme chez le cheval ce faisceau antérieur forme le couvercle de la loge du nerf buccal, aussi volumineux chez le bœuf que chez le cheval.

Le *muscle mylo-hyoïdien* reste nettement en avant.

Aponévrose interptérygoïdienne (fig. 19, Pl. XXX).

L'aponévrose interptérygoïdienne se présente avec son aspect ordinaire, quadrilatère et sagittalement dirigée.

Bord antérieur. — Le bord antérieur, comme chez tous les animaux, présente deux segments : un segment supérieur en forme d'arcade embrassant le ptérygoïdien externe et un segment inférieur intermaxillaire. Le segment supérieur se détache de la base du crâne immédiatement en arrière du ptérygoïdien externe, il croise le bord postérieur du muscle, puis se porte en avant en croisant sa face inférieure, il atteint ainsi la tubérosité maxillaire; il s'insère faiblement à la tubérosité maxillaire sur une hauteur de 4 cent. 5 à 5 centimètres; le segment supérieur du bord antérieur atteint ainsi la partie inférieure de la tubérosité maxillaire un peu en arrière du dernier alvéole. Le segment inférieur du bord antérieur est libre dans toute son étendue, il part de l'extrémité inférieure de la tubérosité maxillaire et, décrivant une légère courbe à concavité antérieure, il vient se terminer sur la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien, non loin du bord postérieur de ce muscle; le bord antérieur près de son extrémité inférieure est rejoint par le nerf lingual.

Bord inférieur. — Le bord inférieur peut comme chez le chevreuil être divisé en 3 segments : un segment postérieur osseux horizontal, un segment moyen verticalement ascendant le long du bord postérieur du muscle temporal, un segment antérieur s'insérant obliquement en bas et en avant sur la face interne du muscle temporal. Le segment postérieur commence à la partie moyenne du bord postérieur de la branche montante, long de 2 centimètres environ,

il se porte horizontalement en avant et atteint le bord postérieur du muscle temporal qui chez le bœuf descend très bas, au-dessous de l'orifice du canal dentaire, et le déborde en arrière. Le segment moyen, long de 1 cent. 5, est presque verticalement ascendant, très légèrement oblique en haut en avant, le long du bord postérieur du muscle temporal; ce segment moyen croise la face interne du nerf dentaire inférieur au moment où celui-ci disparaît entre le muscle temporal en dedans et la branche montante du maxillaire inférieur en dehors. Le segment antérieur du bord antérieur est long de 9 cent. 5 à 10 centimètres, oblique en bas en avant il s'insère sur la face interne du temporal depuis son bord postérieur jusqu'à son bord antérieur, il se termine sur la face supéro-interne du muscle mylo-hyoïdien qui vient presque toucher le temporal.

Bord supérieur. — Le bord supérieur de l'aponévrose s'insère, comme chez tous les animaux, à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde en dedans du trou ovale, et plus en arrière dans la scissure tympano-squameuse.

Bord postérieur. — Le bord postérieur forme la lèvre interne de la boutonnière rétro-condylienne.

Face interne. — L'aponévrose vue par sa face interne présente deux régions bien distinctes à étudier : une région postérieure et une région antérieure. La région postérieure est beaucoup moins étendue; à ce niveau il existe une lame d'aspect nettement aponévrotique, formée de fibres verticales et parallèles entre elles, descendant de la base du crâne pour gagner la face interne du maxillaire inférieur. *Cette région n'est pas recouverte par le muscle ptérygoïdien interne*, dont le bord postérieur tombe verticalement. La région postérieure, d'aspect aponévrotique, a une forme quadrilatère; son bord supérieur répond à l'insertion cranienne, son bord postérieur à la boutonnière rétro-condylienne, son bord inférieur au premier segment ou segment postérieur du bord inférieur; son bord antérieur forme un angle aigu ouvert en arrière, le côté supérieur de l'angle étant représenté par le nerf lingual oblique en bas en avant, le côté inférieur de l'angle étant formé par le segment moyen ascendant du bord inférieur de l'aponévrose. Au travers de ce segment postérieur assez épais de l'aponévrose

on aperçoit le nerf dentaire inférieur, qui descend oblique en bas et en avant, pour disparaître sous le bord postérieur du muscle temporal avant de pénétrer dans l'orifice supérieur du canal dentaire.

La région antérieure de l'aponévrose est beaucoup plus étendue que la postérieure; c'est une région grossièrement triangulaire à sommet antérieur et supérieur, répondant à la tubérosité maxillaire; *toute cette région est très faible*, *absolument celluleuse*, elle sépare la face interne du muscle temporal de la face externe du ptérygoïdien interne. A la partie moyenne de cette lame celluleuse existe une grande bourse séreuse; au travers de la lame on aperçoit nettement le muscle temporal, et le nerf lingual qui croise obliquement en bas et en avant la face interne du muscle alors que le dentaire inférieur a passé à la face externe du muscle temporal.

Chez le bœuf comme chez le chevreuil le muscle temporal déborde en bas l'aponévrose interptérygoïdienne; on le voit sur une hauteur de 3 ou 4 centimètres au-dessous du segment antérieur du bord inférieur de l'aponévrose.

Prolongement lingual. — Chez le bœuf comme chez tous les animaux il existe un prolongement lingual qui se détache de l'angle antéro-inférieur de l'aponévrose sur le muscle mylo-hyoïdien et qui se porte en avant sur les faces latérales de la langue; ce prolongement contient ici les mêmes organes que partout ailleurs.

Lame vasculaire.

Chez le bœuf nous avons trouvé une disposition un peu spéciale que nous n'avons rencontrée chez aucun des autres animaux. Jusqu'ici nous avons vu que la face externe du ptérygoïdien externe est complètement à nu; c'est ce qui se voit quand l'artère temporale profonde moyenne ne passe pas en avant du muscle, ou bien que la moitié externe du muscle est recouverte par une lame cellulo-fibreuse drainée par l'artère. Chez le bœuf le muscle ptérygoïdien externe est entièrement masqué en avant; il est donc compris dans une loge complète.

La lame vasculaire rétro-ptérygoïdienne, celle que nous avons

rencontrée chez tous les animaux, se présente ici comme partout ailleurs, c'est-à-dire qu'elle est faible dans toute son étendue.

Le *bord antérieur* de la lame vasculaire proprement dite est confondu avec le bord antérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne, sauf dans sa toute première partie. En effet, au moment où ce bord se détache du crâne pour former la partie descendante de l'arcade du ptérygoïdien externe, il ne s'insère pas sur l'os en dedans du ptérygoïdien externe, mais il glisse horizontalement au-dessus de lui et se fixe sur l'os en dehors et en avant du muscle; si bien que le bord antérieur de la lame vasculaire est un peu plus compliqué que normalement; il embrasse le bord supérieur, la face postérieure puis le bord inférieur du muscle, au lieu de ne contourner que sa face postérieure et son bord inférieur.

Le *bord inférieur* longe le bord postérieur de l'insertion du temporal.

Le *bord supérieur* s'insère sur l'os à la limite toute inférieure de la fosse temporale; dans les deux tiers antérieurs de ce bord, l'insertion est continue, dans le tiers postérieur le bord supérieur quitte le contact de l'os, il forme une arcade à concavité supérieure s'insérant en avant à l'union des deux tiers antérieurs et du tiers postérieur de la partie inférieure de la fosse temporale, s'insérant en arrière au condyle du maxillaire inférieur. Par la boutonnière ostéo-fibreuse ainsi limitée on voit sortir tout à fait en avant le nerf temporal profond moyen qui se divise rapidement en deux branches antérieure et postérieure, qui vont glisser contre le plan temporal; le nerf est croisé superficiellement par l'artère temporale profonde moyenne que nous verrons tout à l'heure.

Le temporo-massétérin émerge plus en arrière à la partie postérieure de la boutonnière ostéo-aponévrotique; au moment où il émerge de la profondeur il se divise en ses deux branches terminales : le nerf temporal profond postérieur s'applique sur le bord antérieur de la racine transverse du zygoma cheminant dans une couche de tissu fibreux qui lui forme un véritable canal; le nerf va se perdre dans les fibres les plus postérieures du muscle temporal. Le nerf massétérin se porte directement en dehors, traversant l'échancrure

sigmoïde, il est rejoint par l'artère massétérine qui émerge de la lame vasculaire.

Le *bord postérieur* de la lame vasculaire très court s'insère à la partie interne du condyle du maxillaire inférieur et à la partie interne de son col en dedans des insertions du ptérygoïdien externe.

La lame vasculaire est masquée dans sa partie supérieure par le muscle ptérygoïdien externe, et dans sa partie inférieure par le muscle temporal; dans la partie inférieure recouverte par le muscle temporal, on devine par transparence le nerf dentaire inférieur et le lingual.

La lame fibro-cellulaire préptérygoïdienne masque entièrement la face antérieure de la lame vasculaire et la face antérieure du ptérygoïdien externe (fig. 20, Pl. XXX). Cette lame de forme quadrilatère est très épaisse.

Le *bord antérieur* se fixe à la face profonde de l'aponévrose du temporal et à l'expansion que le muscle envoie au buccinateur; ce bord dans son ensemble décrit une courbe à convexité antérieure et interne.

Le *bord inférieur*, oblique en bas et en avant, se fixe à la face interne du tendon du temporal, atteignant le bord antérieur de ce tendon.

Le *bord supérieur* est absolument confondu avec le bord supérieur de la lame vasculaire.

Le *bord postérieur* se fixe sur le col du condyle du maxillaire inférieur en dehors des insertions du ptérygoïdien externe.

La lame préptérygoïdienne vue par sa face externe présente un aspect graisseux; la graisse que contient la lame masque les organes qui cheminent dans son épaisseur. Le nerf temporo-buccal émerge hors de cette lame très haut, il donne tout de suite le temporal profond antérieur qui devient ascendant; le buccal très rapproché du bord antérieur de la lame perfore ce bord antérieur à sa partie moyenne et il va s'appliquer sur le buccinateur en cheminant sous l'expansion que le temporal envoie au buccinateur. Le bord supérieur du nerf est longé par une artère buccale. On distingue dans l'épaisseur de la lame préptérygoïdienne l'artère

temporale profonde moyenne, qui croise la face antérieure du muscle ptérygoïdien en se portant en haut, en avant, en dedans, vers la fosse temporale où elle rejoint le nerf temporal profond moyen ; de nombreuses et grosses veines se trouvent dans l'épaisseur de la lame, la plupart au-dessous et en avant de l'artère temporale profonde moyenne.

CONCLUSIONS

Nous allons résumer rapidement la disposition des formations fibreuses telle qu'on la trouve chez l'homme; nous verrons ensuite la disposition chez les différents mammifères et nous essayerons de montrer comment ces formations se modifient, pour arriver à la disposition qui existe d'une façon constante chez l'homme.

La présence et l'aspect des aponévroses dépendent avant tout de la disposition des muscles. Nous n'avons pas poussé nos recherches au delà des mammifères : en effet les quelques dissections pratiquées par nous chez les reptiles et chez les batraciens nous ont montré une disposition à tel point dissemblable, qu'une étude extrêmement approfondie serait nécessaire pour établir définitivement des homologies musculaires et aponévrotiques. Nous essayerons d'élucider cette question dans un travail ultérieur.

I. Les formations fibreuses chez l'homme. — 1° L'*aponévrose interptérygoïdienne* ou *aponévrose sphéno-glaséro-maxillaire*, tapisse la face antéro-externe du ptérygoïdien interne, débordant le bord postérieur du muscle en haut en arrière. L'aponévrose est quadrilatère; le bord antérieur répond au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, puis tombe libre depuis l'aile ptérygoïdienne jusqu'au maxillaire inférieur, où il se fixe à l'union du bord antérieur de la branche montante et du corps du maxillaire. Le bord inférieur, oblique en bas et en avant, s'insère à la face interne de la branche montante en passant au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire. Le bord supérieur s'insère à la base du crâne en dedans des trous ovale et petit rond puis sur la scissure de Glaser. Le bord postérieur est libre, limitant la boutonnière rétro-condylienne.

En certains points l'aponévrose est renforcée par des ligaments; le ligament ptérygo-épineux de Civinini isole l'angle antéro-supérieur de l'aponévrose, sa force, son étendue et sa forme sont variables, une lamelle osseuse peut le remplacer; le segment postérieur de l'aponévrose présente également une zone renforcée, quelquefois toute la région postérieure est renforcée formant un plan fibreux tendu de l'épine du sphénoïde et de la scissure de Glaser (Sappey), au maxillaire inférieur. Dans ce plan fibreux on peut disséquer un ligament sphéno-maxillaire et un ligament maxillo-glasérien. D'autres fois la disposition est un peu plus complexe, et outre le ligament maxillo-glasérien on peut voir nettement un ligament sphéno-maxillaire à deux faisceaux, un faisceau postérieur vertical allant s'insérer à la branche montante en arrière de l'orifice d'entrée du canal dentaire, un faisceau oblique en bas et en avant allant s'épanouir à la base de l'épine de Spix (description de Sébileau).

Au-dessus du ligament de Civinini il existe un véritable fascia cribriformis (Rouvière). Une région est limitée en haut par le ligament de Civinini, en arrière par le ligament sphéno-maxillaire, en bas par le bord inférieur de l'aponévrose, en avant par son bord antérieur; dans la partie postérieure de cette région l'aponévrose est assez résistante, dans la partie antérieure elle est mince et celluleuse; d'une façon presque constante il existe un peloton graisseux encapsulé entre ces deux zones à leur partie supérieure, ce peloton est interposé entre le bord postérieur du ptérygoïdien interne et la face inférieure du ptérygoïdien externe. De l'angle antérieur et inférieur de l'aponévrose semble se détacher un prolongement qui, accompagnant le nerf lingual, s'applique sur la face latérale de la langue.

2° L'*aponévrose ptérygo-temporo-maxillaire* est située en avant et en dehors de l'aponévrose interptérygoïdienne; elle est beaucoup moins étendue, elle laisse à découvert toute la partie inférieure de la face externe de l'aponévrose interptérygoïdienne. Quadrilatère, son bord antérieur répond au bord postérieur de l'aile externe de la ptérygoïde, son bord supérieur répond à la base du crâne en dehors du trou ovale; libre le plus souvent dans sa partie antérieure

il adhère à l'os dans sa partie postérieure, son bord postérieur se fixe au col du condyle, son bord inférieur est libre. La partie libre, épaisse du bord supérieur a été isolée sous le nom de ligament innominé de Hyrtl, il transforme en un canal (le porus crotaphitico-buccinatorius de Hyrtl) la gouttière creusée à la face inférieure de la grande aile du sphénoïde. Ce ligament peut être ossifié, c'est un reste atavique.

Rapports des deux lames aponévrotiques avec les nerfs et les vaisseaux. — Le nerf maxillaire inférieur sortant du crâne par le trou ovale est situé dans l'espace inter-aponévrotique; aponévrose inter-ptérygoïdienne en dedans et en arrière, elle le sépare de l'espace sous-parotidien antérieur; lame ptérygo-temporo-maxillaire en avant et en dehors, elle le sépare du ptérygoïdien externe. Le maxillaire inférieur se divise, 4 ou 5 millimètres au-dessous du trou ovale. Le lingual et le dentaire inférieur descendent entre les deux aponévroses, le dentaire inférieur est là accompagné d'une gangue cellulo-adipeuse. L'auriculo-temporal se porte en dehors et en arrière entre les deux lames. Le nerf du ptérygoïdien interne se porte en arrière, perforant le fascia cribriformis au-dessus du ligament de Civinini; les trois nerfs temporaux passent au-dessus du bord supérieur de la lame ptérygo-temporo-maxillaire dans le porus de Hyrtl. La disposition peut être compliquée par l'existence d'un ligament supplémentaire, le ligament ptérygo-pétreux de Henle, qui sépare le dentaire inférieur du lingual, le dentaire inférieur passant en avant et en dehors du ligament de Henle, le lingual en arrière et en dedans. La disposition que nous donnons est la disposition de beaucoup la plus fréquente; il existe quelques exceptions. L'artère maxillaire interne naît en arrière de l'aponévrose inter-ptérygoïdienne, elle se place en avant d'elle après avoir traversé la boutonnière rétro-condylienne; dans sa variété profonde elle est en avant de la lame ptérygo-temporo-maxillaire, dans sa variété superficielle elle est séparée de cette lame par toute l'épaisseur du ptérygoïdien externe. L'artère émet des branches dont certaines passent entre l'aponévrose interptérygoïdienne et la lame ptérygo-temporo-maxillaire.

3° La *lame vasculaire*, entraînée par les vaisseaux, est tendue en

avant des deux formations aponévrotiques, en arrière du ptérygoïdien externe, elle masque la face antérieure des aponévroses. Cette lame vasculaire envoie des prolongements qui accompagnent les branches artérielles collatérales. Un prolongement existe d'une façon constante entre l'aponévrose interptérygoïdienne et la lame ptérygo-temporo-maxillaire; un autre prolongement accompagne l'artère temporale profonde moyenne. Cette artère croise la face antérieure du muscle ptérygoïdien externe, et le repli fibreux qu'elle sous-tend masque la moitié externe de la face antérieure du muscle : il en résulte la formation d'une loge pour le ptérygoïdien externe, loge formée en arrière par la lame vasculaire elle-même, et formée en avant par le repli qui accompagne l'artère temporale profonde moyenne. En avant et au-dessus de l'extrémité externe du ptérygoïdien externe existe une boutonnière ostéo-fibreuse au travers de laquelle passe le tronc temporo-massétérin ou le nerf massétérin seul; cette boutonnière semble formée par la régression d'un faisceau musculaire, peut-être d'un faisceau profond du temporal (?)

A ces diverses formations il faut ajouter une lame fibreuse sagittale qui tapisse la face interne de la branche montante du maxillaire. Cette lame contient dans son épaisseur le tronc de l'artère maxillaire quand elle est de variété superficielle; cette lame est dans sa partie inférieure adhérente au périoste, dans sa partie supérieure elle contribue à former le septum sigmoïdale.

II. Les formations fibreuses chez les animaux. — Chez les primates la disposition est très comparable à celle qui existe chez l'homme. On trouve absolument les mêmes formations. La seule différence tient au grand développement de l'aile externe de la ptérygoïde. Du développement de l'aile externe résulte que l'angle antérieur et supérieur de l'aponévrose interptérygoïdienne présente une encoche qui encadre cette aile externe; que la lame ptérygo-temporo-maxillaire est beaucoup moins développée, que les nerfs temporaux n'apparaissent plus au bord supérieur de cette lame en traversant un orifice ostéo-fibreux, mais émergent par un trou osseux, unique ou divisé, creusé dans l'épaisseur de l'aile externe de la ptérygoïde.

Chez les animaux à tête allongée la disposition est différente; il n'y a plus que deux formations; l'aponévrose interptérygoïdienne et la lame vasculaire; il n'existe pas de lame ptérygo-temporo-maxillaire. La lame vasculaire est très différente suivant les espèces, ceci tient essentiellement aux modifications vasculaires. La disposition des muscles ptérygoïdiens n'est pas semblable à celle que l'on trouve chez l'homme; l'aponévrose a donc un aspect différent; c'est essentiellement une lame mince qui tapisse la face antéro-externe du muscle ptérygoïdien interne, elle s'étend en avant aussi loin que le muscle, c'est-à-dire beaucoup plus loin que chez l'homme.

III. Évolution des lames cellulo-aponévrotiques chez les mammifères, expliquant la disposition normale de l'homme. — Nous n'insisterons pas sur la *lame vasculaire*, sa disposition varie essentiellement avec la disposition des vaisseaux; et plus avec la disposition des branches collatérales de l'artère maxillaire qu'avec la disposition du tronc même; l'existence d'un canal osseux ptérygoïdien dans lequel chemine l'artère ne semble pas déterminer de variations dans la lame vasculaire.

La *lame ptérygo-temporo-maxillaire* n'existe que chez les primates; son étendue augmente avec la régression de l'aile externe de la ptérygoïde; chez les primates les nerfs temporaux s'engagent dans un orifice creusé dans l'aile externe; quand cette aile externe a regressé les nerfs passent dans un orifice ostéo-fibreux limité en bas par la lame ptérygo-temporo-maxillaire. Le bord supérieur de la lame peut rester osseux totalement ou partiellement; c'est là un reste atavique.

L'*aponévrose interptérygoïdienne* est beaucoup plus intéressante à considérer et on peut suivre facilement son évolution.

La grande lame celluleuse, quadrilatère, disposée presque sagittalement, que l'on voit chez les animaux, subit un certain nombre de modifications qui aboutissent à la disposition humaine. Ces variations sont en rapport intime avec les modifications musculaires, et il est facile de constater que toutes les fois qu'un segment musculaire disparaît la lame celluleuse qui doublait ce segment ne disparaît pas, mais s'épaissit et prend un aspect aponévro-

tique. Les modifications portent sur la partie antérieure, la partie postérieure et la partie inférieure de la lame celluleuse.

1° *Modifications qui portent sur la partie antérieure de l'aponévrose.* — Chez les animaux à tête allongée le ptérygoïdien interne déborde nettement en avant le ptérygoïdien externe, l'aponévrose qui double le muscle s'étend donc également en avant du ptérygoïdien externe. Des modifications du squelette (raccourcissement de la tête, formation de la fosse ptérygoïde, redressement de cette fosse) déterminent des modifications musculaires, et le ptérygoïdien interne ne déborde plus en avant le ptérygoïdien externe. L'aponévrose, contrairement à ce que nous avons dit tout à l'heure, ne subsiste pas en s'épaississant, car les modifications squelettiques ont amené de tels changements que l'aponévrose ne peut plus s'insérer en avant du ptérygoïdien externe. Il en résulte que l'arcade que décrit chez les animaux le bord antérieur de l'aponévrose n'existe plus chez les primates et chez l'homme.

2° *Modifications qui portent sur la partie postérieure de l'aponévrose.* — Les modifications de la partie postérieure de l'aponévrose sont toutes sous la dépendance de la régression de la partie postérieure du muscle ptérygoïdien interne. Primitivement le muscle ptérygoïdien interne prend origine très loin en arrière sur la base du crâne et se prolonge sur le flanc externe de la bulle tympanique, c'est-à-dire le long de la scissure tympano-squameuse; progressivement le muscle régresse et il finit par ne plus dépasser en arrière l'apophyse ptérygoïde. *Chez les rongeurs* (cobaye et lapin), le muscle ptérygoïdien interne prend origine très loin en arrière sur le flanc externe de la bulle tympanique; il n'existe alors qu'une lame très mince celluleuse, sans aucun renforcement, tapissant la face antéro-externe du muscle exactement dans toute son étendue. Cette lame celluleuse sépare le ptérygoïdien interne du muscle temporal qui répond à sa partie antérieure, et des nerfs qui émergent de la base du crâne et qui répondent à la partie postérieure de la face antéro-externe du ptérygoïdien interne.

Chez les carnivores (chien, chat), le muscle ptérygoïdien interne s'étend moins en arrière et il n'atteint plus que l'extrémité anté-

rieure de la bulle tympanique, laissant libre son flanc externe. La partie postérieure de l'aponévrose est donc laissée à découvert; on aperçoit cette aponévrose en arrière du muscle sous forme d'un champ triangulaire à base supérieure cranienne, à sommet inférieur maxillaire. Ce champ, est épais, renforcé par des cordelettes fibreuses tendues verticalement. C'est là un ligament maxillo-glasérien.

Chez les ruminants (chevreuil, bœuf), le ptérygoïdien interne s'étend encore moins loin en arrière, il ne touche plus la bulle tympanique, mais s'arrête au niveau de l'apophyse des péristaphylins; le champ aponévrotique découvert et renforcé est plus étendu en haut, et ne se fixe plus seulement sur la scissure tympano-squameuse, mais atteint la grande aile du sphénoïde.

Chez le cheval, le ptérygoïdien interne ne prend pour ainsi dire plus d'origine en arrière de la lame ptérygo-palatine, le champ découvert et renforcé est sensiblement plus grand.

Chez Macacus rhesus, l'apophyse ptérygoïde est beaucoup moins allongée d'avant en arrière que la lame ptérygo-palatine, et *proportionnellement* elle est plus antérieure; le ptérygoïdien interne ne prend aucune origine en arrière de l'apophyse, et son bord postérieur est très fortement oblique. Il existe chez Macacus rhesus un très grand champ aponévrotique découvert et renforcé.

Chez l'homme, on trouve absolument la même disposition que chez le singe, à cela près que la zone renforcée s'est secondairement différenciée en ligament maxillo-glasérien et ligament sphéno-maxillaire.

3° *Modifications qui portent sur la partie inférieure de l'aponévrose.* — Les modifications de la partie inférieure de l'aponévrose sont sous la dépendance de la régression de deux muscles : le temporal et le mylo-hyoïdien. Pour bien comprendre ces modifications, il faut envisager d'abord la disposition musculaire telle qu'elle existe chez les ruminants. *Chez les ruminants* (chevreuil, bœuf), le muscle temporal descend très bas et s'insère au-dessous de l'orifice d'entrée du canal dentaire; le dentaire inférieur au moment où il s'engage dans le canal osseux et le nerf du mylo-hyoïdien au moment où il passe au-dessous de l'orifice pour gagner son muscle,

sont cachés par la partie inférieure du temporal; ils glissent entre l'os en dehors, le muscle temporal en dedans. La lame celluleuse manque à ce niveau et aucune expansion fibreuse ne vient recouvrir le nerf mylo-hyoïdien.

Chez les rongeurs, le muscle temporal descend encore très bas, mais il reste au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire; il n'affecte donc plus de rapport avec la partie inférieure de l'aponévrose, qui masque l'orifice osseux, la pénétration du nerf dentaire, et le passage du nerf mylo-hyoïdien. Mais ici le muscle mylo-hyoïdien est très développé, il remonte au-dessus et en avant de l'orifice d'entrée du canal dentaire, et son bord postérieur recouvre cet orifice; la lame celluleuse est faible à ce niveau et le nerf mylo-hyoïdien n'est recouvert que par un très faible tractus celluleux jusqu'au moment où il pénètre dans le muscle. Telle est la disposition que l'on trouve chez le lapin. Chez le cobaye, la disposition est un peu différente, le muscle mylo-hyoïdien est plus compliqué, il présente deux faisceaux : un faisceau antérieur qui se comporte comme le muscle du lapin, et un faisceau postérieur qui remonte très haut en arrière de l'orifice osseux; il en résulte que le nerf du mylo-hyoïdien pénétrant tout de suite dans le muscle n'est pas accompagné d'une couverture cellulo-fibreuse.

Chez les carnivores, le temporal reste plus ou moins haut au-dessus de l'orifice d'entrée du canal dentaire. Chez le chat, le mylo-hyoïdien très développé recouvre par son bord postérieur l'orifice osseux, l'aponévrose est faible à ce niveau et le prolongement qui accompagne le nerf mylo-hyoïdien est celluleux et adhère peu à l'os. Chez le chien, le mylo-hyoïdien est un peu plus antérieur; son bord postérieur ne recouvre pas l'orifice osseux; l'aponévrose qui recouvre cet orifice est plus forte et le prolongement qui masque le nerf mylo-hyoïdien est fibreux.

Chez le cheval, le temporal reste au-dessus du canal dentaire et le muscle mylo-hyoïdien est nettement en avant de lui, l'aponévrose est plus forte dans la région de l'orifice osseux, elle adhère fortement au périoste, le prolongement qui accompagne le nerf mylo-hyoïdien est épais et renforcé par des fibres verticales nacrées.

Chez Macacus rhesus, le temporal est très haut, le mylo-hyoïdien très en avant; l'aponévrose interptérygoïdienne est renforcée sur une surface étroite allongée d'avant en arrière, le long de la moitié antérieure de son bord inférieur. Cette zone renforcée vient se continuer en arrière avec la zone postérieure de l'aponévrose également renforcée. Cette zone masque l'entrée du nerf dentaire inférieur dans son canal osseux, et se continue en bas par un prolongement épais et nacré qui recouvre le nerf mylo-hyoïdien.

Chez l'homme, les muscles temporal et mylo-hyoïdien sont très à distance du bord inférieur de l'aponévrose, et ce bord inférieur est épais; il faut remarquer que dans les cas de dissociation du ligament sphéno-maxillaire en plusieurs faisceaux le faisceau qui se fixe à la base de l'épine de Spix se comporte, vis-à-vis du nerf dentaire, comme le faisait le muscle temporal des ruminants.

Nous voyons donc que chez certains animanx, soit le temporal, soit le mylo-hyoïdien recouvrent l'orifice d'entrée du canal dentaire, et la pénétration du nerf dans cet orifice; au fur et à mesure que les muscles s'éloignent, leurs insertions s'écartant en haut ou en avant, l'aponévrose, d'abord mince lame celluleuse, s'épaissit et prend un aspect nacré.

L'existence du ligament de Civinini comme celle du ligament de Hyrtl sont expliquées également par l'anatomie comparée; nous avons vu que Von Brunn et Grosse insistent sur ce fait que chez les singes inférieurs de l'ancien monde le ligament de Civinini est ossifié d'une façon constante; le trou ptérygo-épineux représenterait des restes d'un canal osseux disparu chez les anthropoïdes et chez les hommes.

En résumé chez l'homme l'aponévrose interptérygoïdienne est formée essentiellement de deux parties : une partie antérieure faible, celluleuse, une partie postérieure résistante, aponévrotique. La partie antérieure celluleuse, est une simple lame de recouvrement. La partie postérieure épaisse, résistante, aponévrotique, est le résultat de régressions musculaires. Régression de la partie postérieure du ptérygoïdien interne pour le segment postérieur, régression de la partie inférieure du temporal et de la partie postérieure du mylo-hyoïdien pour le segment inférieur. La zone

résistante s'organise parfois chez l'homme en ligaments distincts, mais la valeur de cette zone n'en est pas changée, et point n'est besoin, avec Humphry et Poland, de s'adresser au prolongement vers l'oreille, entre les deux ptérygoïdiens, de l'arc cartilagineux de Meckel pour expliquer la formation du ligament sphéno-maxillaire.

OSSIFICATION DES LIGAMENTS

(*Collections de l'École et de la Société d'anthropologie de Paris*).

ORIGINE	NOMBRE	LIGAMENT DE CIVININI			LIGAMENT DE HYRTL		
		ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure	ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure
EUROPE							
Allemagne							
Bavière	7	2		1		1	5
Wurtemberg	22	2		1			7
Alsace	4			1		1	1
Autriche-Hongrie							
Allemands de Hongrie .	4						2
Croates	17		1	1			6
Herzégovine	2						1
Hongrois.	12			2			5
Magyars	25	3	2	1		1	10
Bulgarie	4						2
Écosse	3						
Espagne							
Andalous.	2			2			
Basques de Zaraus. . .	76	4	7	8		6	25
Espagnols	7				1	1	4
Métis espagnol et javanaise.	1						
Finlande							
Finnois	5	1			1	1	2
France.							
Auvergnats	169	10	7	9	2	1	43
Aveyron	96	6	5	9		2	21
Basques de Saint-Jean-de-Luz.	61	1	1	3		3	13
Berrichons	23	2	4	4		2	3

ORIGINE	NOMBRE	LIGAMENT DE CIVININI			LIGAMENT DE HYRTL		
		ossifié	épine osseuse anté-rieure	épine osseuse posté-rieure	ossifié	épine osseuse anté-rieure	épine osseuse posté-rieure
France (suite).							
Bretons-Gallots	78	2	5	6		1	15
Bas-Bretons.	67	6	3	3	1	3	23
Calvados.	15	3		1		1	5
Charente	31		1	1		2	9
Corses	87	4	10	10	2	3	24
Meulan (S.-et-O.) . . .	4						2
Morvan.	394	20	36	36	7	13	87
Paris (catacombes). . . .	772	42	74	77	12	28	190
Paris (catacombes acro-céphales).	24	2	3	3		1	4
Paris (cimetière des Innocents. Déformation toulousaine).	11					2	4
Reims	101	2	4	5	1	2	36
Savoyards	53	1	3	3		2	7
Saint-Maurice-des-Fossés.	23						9
Toulousains.	19		3	4			5
Toulon-sur-Arroux. . .	7		2	2	1	3	
Vosges	56	5	2	5		6	16
Grèce	53	2	3	5		2	14
Hollande							
Frisons.	27	1	1	2	3	4	9
Néerlandais.	49	4	6	3		5	14
Italie							
Etruriens de Pistoia (anciens)	20		1	1		2	7
Spello	15	1	1	2			4
Sardes	29	1	1	2		1	10
Roumanie							
Roumains	16	1	2	4		1	2
Valaques	18	1		1		1	4
Russie							
Crimée.	4						2
Esthoniens	4						1
Polonais	10	2		2			3
Moscovites	5						3
Saint-Pétersbourg . . .	16	1				1	5
Serbie	2					2	2

ORIGINE	NOMBRE	LIGAMENT DE CIVININI			LIGAMENT DE HYRTL		
		ossifié	épine osseuse anté-rieure	épine osseuse posté-rieure	ossifié	épine osseuse anté-rieure	épine osseuse posté-rieure
Suisse							
Grisons	7					1	2
Saint-Jean-de-Bâle	12			1			4
Turquie	24		1	1	1	1	8
ASIE							
Cochinchine							
Annamites	24		2	2		1	8
Cochinchinois	2						
Saïgon	2						
Indochine							
Cambodgiens	6						1
Moïs	7			1			1
Chine	19	1		1		1	6
Japon	4	1	1	1			1
Turquie d'Asie							
Syrie	16		2	4			7
Sidon-Kana près de Tyr	8				1		3
Mongolie							
Kalmouks	1						1
Afghanistan	2						
Turkestan							
Turkestan de Khanikof	6						4
Tadjicks	5		1	1			2
Galtcha	1	1					1
Kalmouks de Kouldja	6		1	1			4
Chinois de Kouldja	5						
Tarantchi de Kouldja	3						
Dounganes	13		1	1		1	9
Tousse Ferghana	11	1					1
Khirghiz de Tchougon-chak	9	2					4
Hindoustan							
Hindous de Lucknow, Darjellin et Calcutta	40	1	3	1	3		7
Tziganes	11	1	1	3			5

ORIGINE	NOMBRE	LIGAMENT DE CIVININI			LIGAMENT DE HYRTL		
		ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure	ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure
Hindoustan (suite).							
Madras[1]	21		4	6	1		6
Bengalis[1].	8	2	2	3	3	6	20
Parias bengalis[1]. . . .	9	2			1	1	1
Coolies de Madras[1] . .	2				1		
Tamoul[1]	1		1	1			
AFRIQUE							
Arabes.	9	1				1	6
Berbères de Biskra . .	67	1	3	5	3	7	20
Maure	1						
Chaouia	6				2	1	4
Canariens	51	1	4	3		1	31
Guanches (Canaries) . .	14			1			5
Açores	40		2	2	3		12
Sénégal.							
Malinkés	2				2	1	1
Ile de Gaurée.	2					2	3
Bambara	2						1
Mandingues.	33	1			2	1	21
Nègres?	6			1		2	8
Toucouleurs.	10				1	3	8
Kassonké.	1						2
Sénégambie							
Sérère	2						
Saracolet	1						
Dahomey.	10						4
Gabon	25	1			2		10
Congo	10						7
Cafres	6	1			1	2	5
Bochimans	2						
Mozambique	5						6
Madagascar.							
Sakalaves.	9						8
Malgaches	5	1					2
Hovas	4						3
Métis arabe et malgache.	3			2		1	

1. Population dravidienne.

ORIGINE	NOMBRE	LIGAMENT DE CIVININI			LIGAMENT DE HYRTL		
		ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure	ossifié	épine osseuse antérieure	épine osseuse postérieure
Égypte (toutes les époques).	138	2	4	2	2	12	36
Coptes	2						
Nubie	20				1		12
Nègres d'Afrique?. . .	24	2	2		2	2	9
AMÉRIQUE							
Mulâtres des États-Unis.	4					1	1
Nègre de l'Ohio	1			1			
Antilles							
Martiniqne	1					2	2
Guadeloupe.	1						
Amérique du Sud							
Caracas	22	2	2	1			8
Cerro de Luna	43		2	3	1	5	21
Colombie.	4						2
Ipi-Iboto	16		4	4		1	5
Pérou	4	1		1			
OCÉANIE							
Australie.	2						1
Malaisie							
Java	2	1		1			
Maduret	1						
Malaca	1						
Philippines	14						8
Mélanésie							
Ile Fidji	3		1	2			1
Nouvelle-Calédonie. . .	68	2	3	3	3	1	22
Nouvelle-Guinée. . . .	16						2
Nouvelles-Hébrides . .	5						
Papouas	2						
Tasmanien	1						
Polynésie							
Iles Gambier	3			1		1	2
Iles Marquises.	20			2		2	10
Ile de Pâques.	3			1			2
Tahiti	1						
Iles Wallis	2			1		3	
Polynésie?	16	3	1	2			1
Nègre d'Océanie? . . .	1						

Le ligament de Henle n'est ossifié que six fois (Galtcha, Khirghiz de Tchougonchak, Tzigane, Coolie de Madras, Dahomey, Nouvelle-Calédonie).

Deux fois seulement une épine osseuse antérieure indique la présence du ligament et cinq fois il existe une épine osseuse postérieure (Hindous de Lucknow, Darjellin et Calcutta).

L'aile externe de l'apophyse ptérygoïde présente une disposition simiesque dans huit cas (Paris (catacombes), Grèce, Tousse-Ferghana, Hindou, Berbère de Biskra, Açores, Mandingue, Dahomet).

Deux fois l'aile externe de la ptérygoïde est perforée d'un orifice régulier, probablement pour le passage de l'artère maxillaire interne (Bas-Breton, Syrien).

Enfin dans un cas (Canaries) le ligament de Civinini est formé de deux branches disposées en $\times$ très allongé.

Bibliographie.

ALEZAIS. — Note sur les muscles masticateurs du Cobaye, *Comptes rendus de la Société de Biologie*, Paris, t. IV, décembre 1897. Séance du 11 décembre, p. 1068-1070.

BARRIER et PETIT. — *Manuel d'anatomie et de dissection du cheval*, Asselin et Houzeau, Paris, 1903.

BONAMY BROCA et BEAU — *Atlas d'anatomie descriptive du corps humain*, Paris, Masson.

VON BRUNN. — Das Foramen ptérygo-spinosum (Civinini) und der porus crotaphitico-buccinatorius (Hyrtl), *Anatomischer anzeiger*, Bd. VI, 1891, p. 96.

CALORI. — Su varie particolorita osteologica della base del cranio, *Mém. de R. Acad. di Bologna*, 1892.

CHABBERT. — *Mémoires sur les veines de la face et du cou*, Paris, Masson, 1876.

CHAUVEAU et ARLOING. — *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques*, Paris, Baillère, 5e éd., 1903.

CIVININI. — *Archiv delle Sc. med. fisiche toscan.*, fasc. IV et V, 1835.

— *Nuovo Giorn. dei Litterati di Pisa*, 1835.

CRUVEILHIER — *Traité d'anatomie descriptive*, Paris, Labé, 1845.

CUNÉO. — Les nerfs craniens, in *Traité d'anatomie humaine*, publié par Poirier et Charpy, Paris, Masson.

DELITZIN. — Arteria maxillaris communis, *Archiv. f. Anat. und Entwick.*, 1890, p. 269.

ELLENBERGER et BAUM. — *Anatomie descriptive et topographique du chien*, traduction de J. Deniker, Paris, Reinwald, 1894.

FAESEBECK. — *Die Nerven des menschlichen kopfes nach ergenen Untersuchungen geschrieben und durch Albildungen erläntert*, Braunschweig, 1840.

FOUCHER. — *Etude sur les veines de la tête et du cou*, thèse de Paris, 1854.

GILIS. — La région parotidienne et l'espace maxillo-pharyngien, *Montpellier médical*, 1905.

GROSSE. — Ueber das Foramen Civinini und das Foramen crotaphitico-buccinatorius, *Anatomischer anzeiger*, jahr 8, 1893, n°s 10 et 11.
GRYNFELT et PEYRON. — Sur un point d'anatomie de la fosse zygomatique. Société des sciences médicales de Montpellier, *Montpellier médical*, 1905, n° 41, p. 348-349.
HALLOPEAU et DOUAY. — *Quelques dissections d'anatomie*, Masson, Paris, 1910.
HYRTL. — Ueber den Porus crotaphitico-buccinatorius beim Menschen, *Sitzberg. d. Kaiserl. Akad. der Wissensch. zu Wien, Naturw. Mathem.*, kl. XLVI, 1862,
JUVARA. — *Anatomie de la région ptérygo-maxillaire*, thèse de Paris, 1895.
KRAUSE. — *Anatomie des Kaninchens*, 1868.
LECHE. — In *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Mammalia, p. 689.
LE DOUBLE. — *Traité des variations du sytème musculaire de l'homme*, Paris, Reinwald, 1897.
MACALISTER. — *A Text-Book of Human anatomy*, p. 229.
POIRIER et NICOLAS. — Description des artères, in *Traité d'anatomie humaine*, de Poirier, Charpy, Nicolas-Masson, Paris, 1912.
POLAND. — Variations of the external ptérygoïd muscle, *Journal of Anat. and Physiol.*, 1890.
ROUVIÈRE. — L'aponévrose interptérygoïdienne et ses rapports avec le nerf maxillaire inférieur, *Presse médicale*, n° 52, 26 juin 1912, p. 55.
SAPPEY. — *Traité d'anatomie humaine*, Paris, Delahaye, 1877.
SCHMIDT. — *Jahrburecher*, 1839, n° 9, p. 277.
SÉBILEAU. — *Démonstrations d'anatomie*, Paris, Steinheil, 1892.
SPALTEHOLZ. — *Hand atlas der anatomie des Menschen*, Leipzig, 1903.
STRAUS-DURCKHEIM. — *Anatomie descriptive et comparative du chat*, t. II, 1845.
TESTUT et JACOB. — *Traité d'anatomie topographique*, Paris, Doin, 1905.
THEILE. — *Traité de myologie et d'angeiologie*, traduction Jourdan, J.-B. Baillière, 1843.
TROLARD. — L'aponévrose moyenne du cou, *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1900, n° 3, p. 268-270.
VALENTI. — *Monitore Zoologico Italiano*, 1891 (Nous n'avons pu consulter).
WEBER. — Variations de la région ptérygoïde du crâne humain, *Comptes rendus de la Société de biologie*, Paris, 1905, t. LVIII,, n° 19, p. 909-911.
— L'orientation des ailes des apophyses ptérygoïdes chez les primates, *Id.*, 1905, t. LIX, n° 26, p. 225-227.
— Les apophyses ptérygoïdes du crâne de l'homme. Développement-orientation, variations, *Bibliographie anatomique*, 1906, t. XV, 2e fasc., p. 57 à 82.
— Les variations ethniques du trou ovale du sphénoïde humain, *Bibliographie anatomique*, 1906, t. XV, n° 5, 288-289.
ZUCKERKANDL. — Ueber die Venen der retromaxillar-Grube und diren Beziehungen zu dem Gehörorgane, *Monatschrift fur Ohrenheilkunde*, etc., 1876, n° 4, p. 50.

Bibliographie.

Le Problème physiologique du Sommeil, par H. PIÉRON. Masson, Paris, 1913.

Piéron publie les résultats de ses recherches physiologiques sur le *sommeil.* Une introduction biologique traite la question tout à fait nouvelle des états du sommeil dans la série animale avec la relation des observations personnelles, précédant l'étude des phénomènes physiologiques qui accompagnent et caractérisent l'état hypnique, celle des « états de sommeil » (anémies, tumeurs cérébrales, narcoses, sommeil hibernal, etc.). L'auteur examine dans des chapitres séparés, les concomitants physiologiques du sommeil (phénomènes respiratoires, digestifs et sécrétoires, thermogenèse, les phénomènes sensori-moteurs, etc.).

Les états comateux, les narcolepsies, les léthargies, les somnolences, les narcoses et les hypnoses, le sommeil hibernal sont étudiés comparativement. Ensuite il passe au problème expérimental et examine les modifications physiologiques et histologiques au cours de la privation du sommeil.

Enfin, résumant ses recherches originales, Piéron met en évidence ses résultats essentiels : lorsque la satisfaction du besoin de dormir est retardée, il se développe une toxine qui semble provenir du métabolisme cérébral et qui engendre par elle-même un sommeil impérieux.

ÉD. RETTERER.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME QUARANTE-NEUVIÈME

ANATOMIE

HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE

EMBRYOLOGIE ET TÉRATOLOGIE

TABLE DES AUTEURS

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD.

Coulommiers. Imp. PAUL BRODARD.



Coquelin del.

Imp. L. Lafontaine, Paris.

A. Bénard sc.

A. BRANCA.

Recherches sur la Vésicule ombilicale de l'homme.

Librairie Félix Alcan.



Coquelin del. *Imp. L. Lafontaine, Paris.* *A. Bénard sc.*

A. BRANCA.

Recherches sur la Vésicule ombilicale de l'homme

Librairie Félix Alcan.



Coquelin del. *Imp. L. Lafontaine, Paris.* *A. Benard sc.*

A. BRANCA

Recherches sur la Vésicule ombilicale de l'homme.

Librairie Félix Alcan.



Fig. 1



Fig. 2

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan.

Imp. Brodard.



Fig. 3

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 4

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 5

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres
chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. *Imp. Brodard.*



Fig. 6



Fig. 9



Fig. 7

Fig. 8



Fig. 10

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

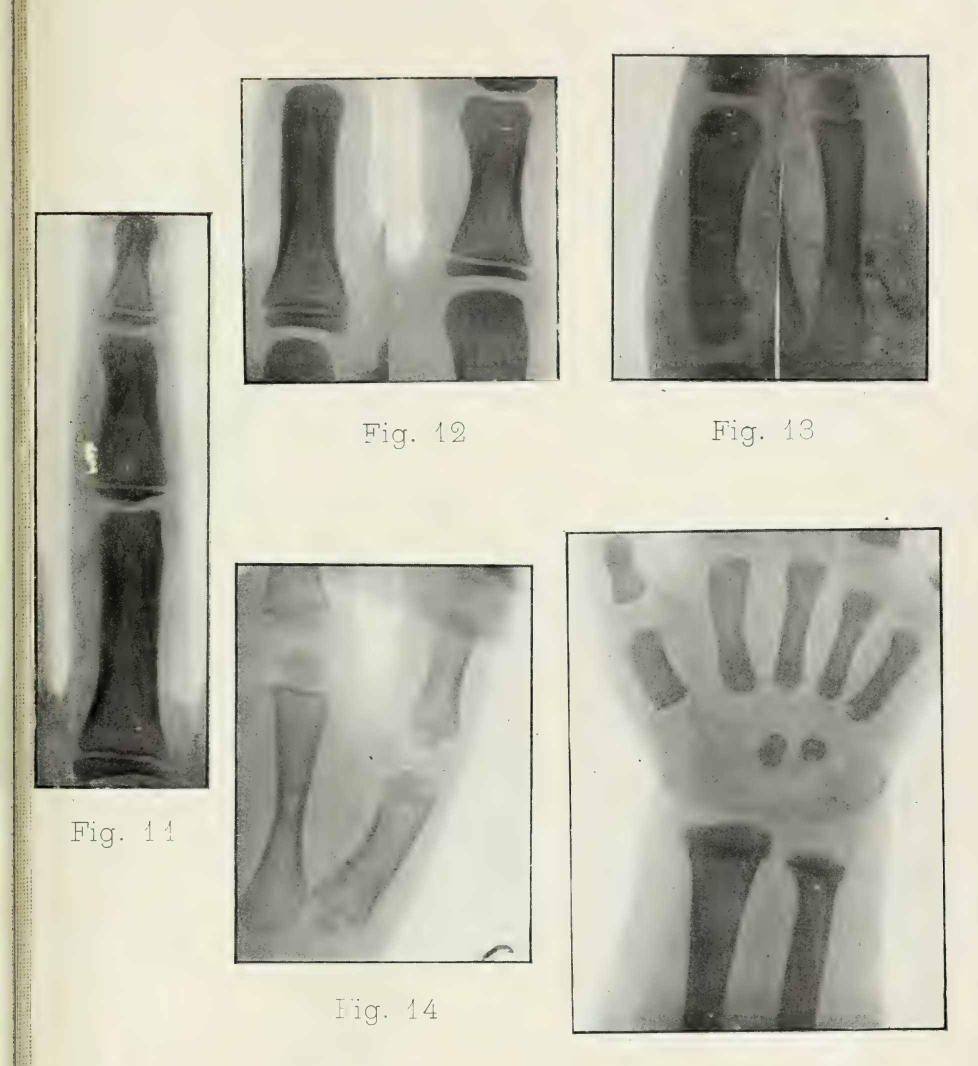


Fig. 11

Fig. 12

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. *Imp. Brodard.*

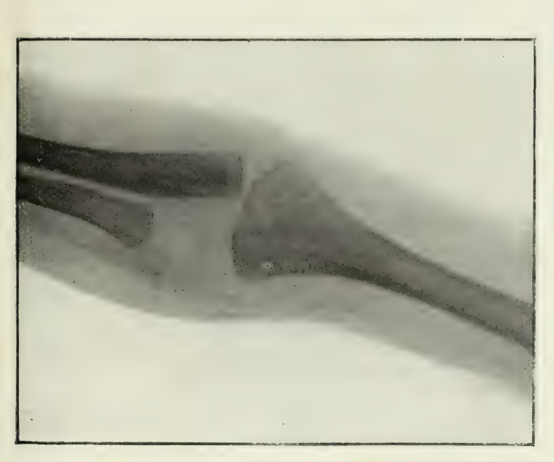


Fig. 16



Fig. 18

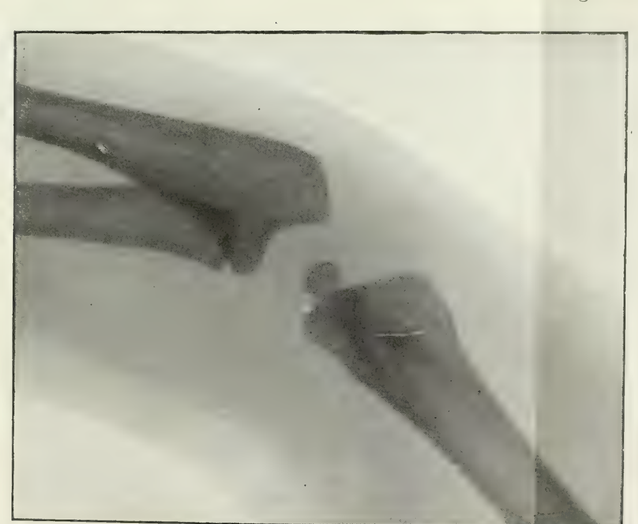


Fig. 17

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan.

Imp. Brodard.



Fig. 19

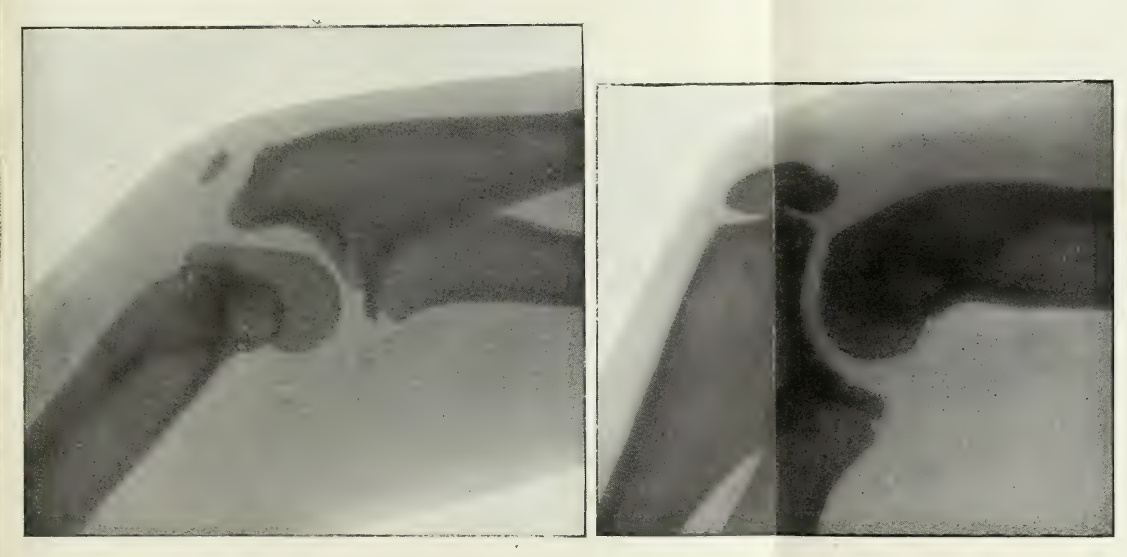


Fig. 20 Fig. 21

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan

Imp. Brodard.

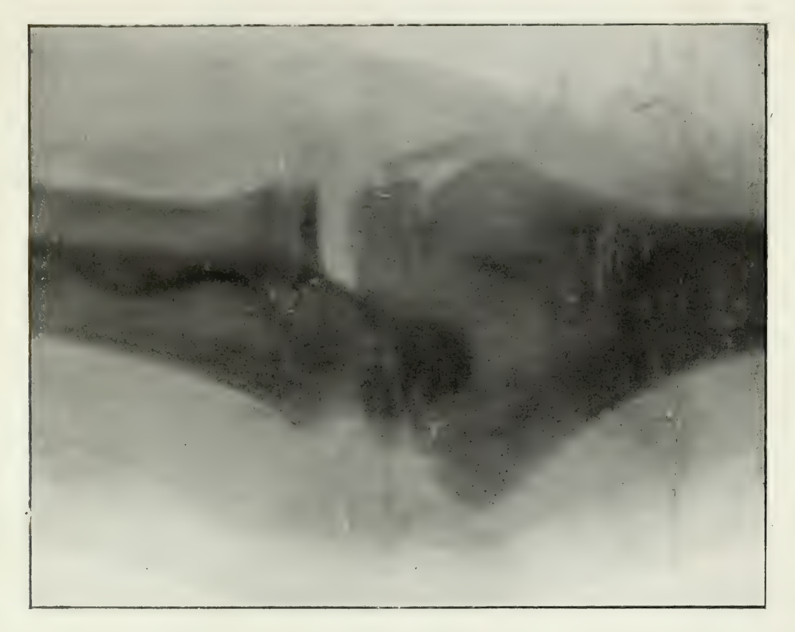


Fig. 22

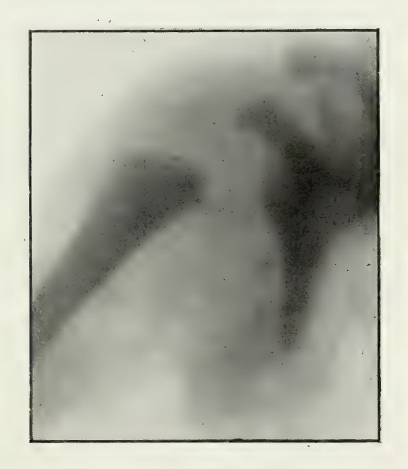


Fig. 23

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 24



Fig. 25

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres
chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

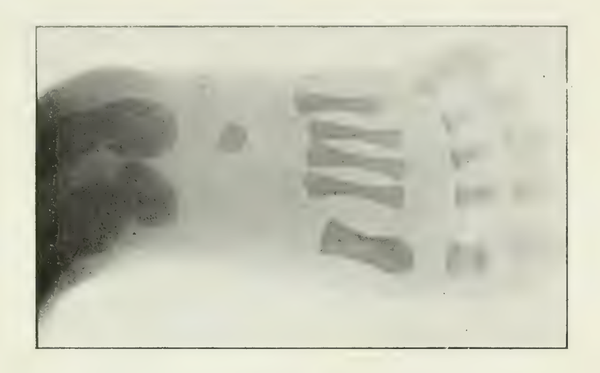


Fig. 26



Fig. 27

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard



Fig. 28

Fig. 29

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 30

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

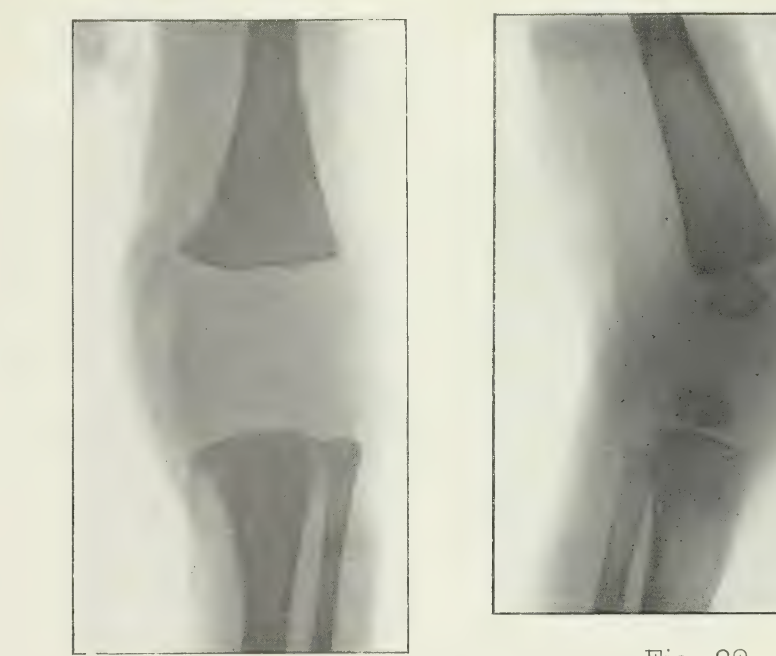


Fig. 31

Fig. 32



Fig. 33

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres
chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie **Félix** Alcan.

Imp. Brodard.



Fig. 34

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

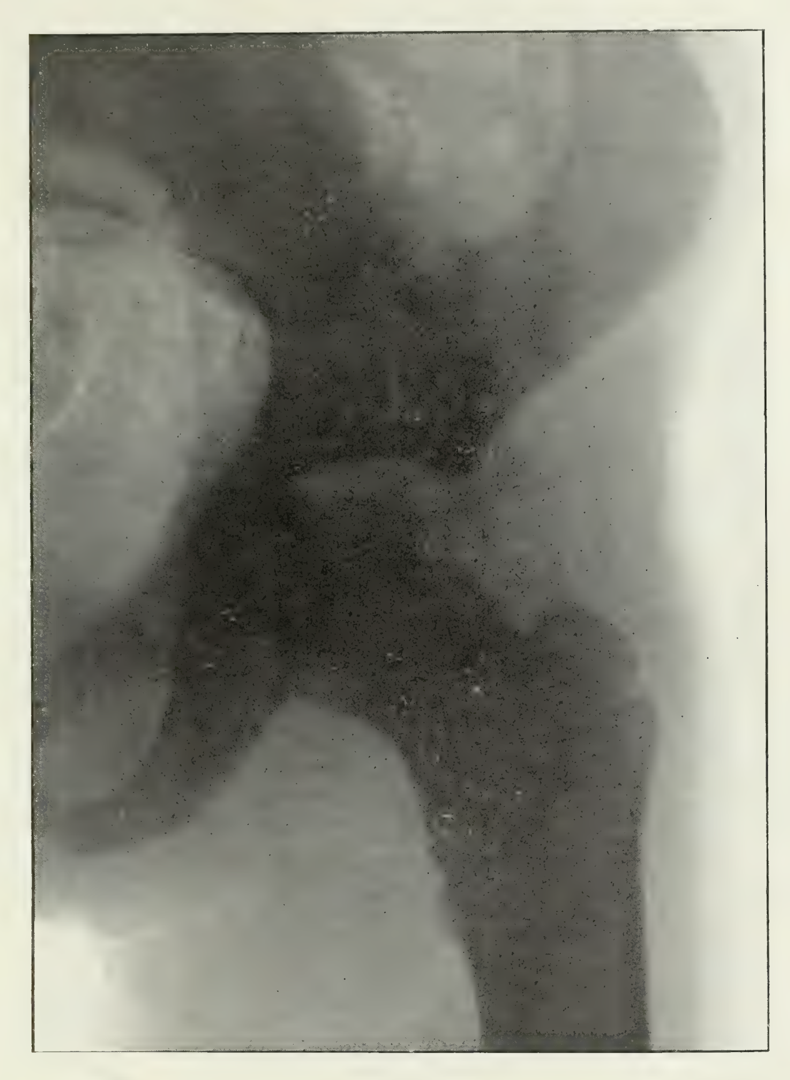
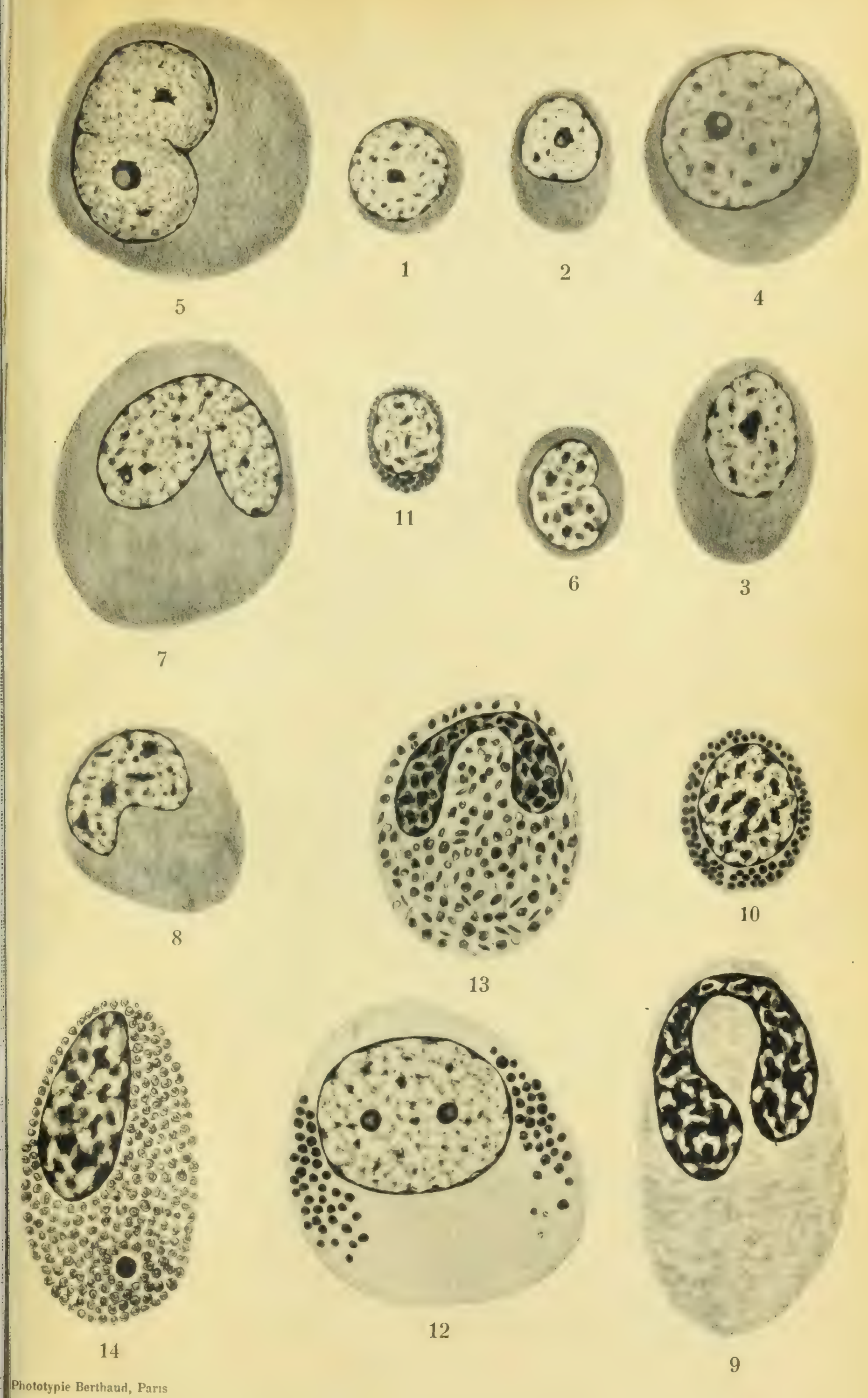


Fig. 35

Recherches sur l'Ossification des Os des Membres chez l'Homme.

A. PUYHAUBERT

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

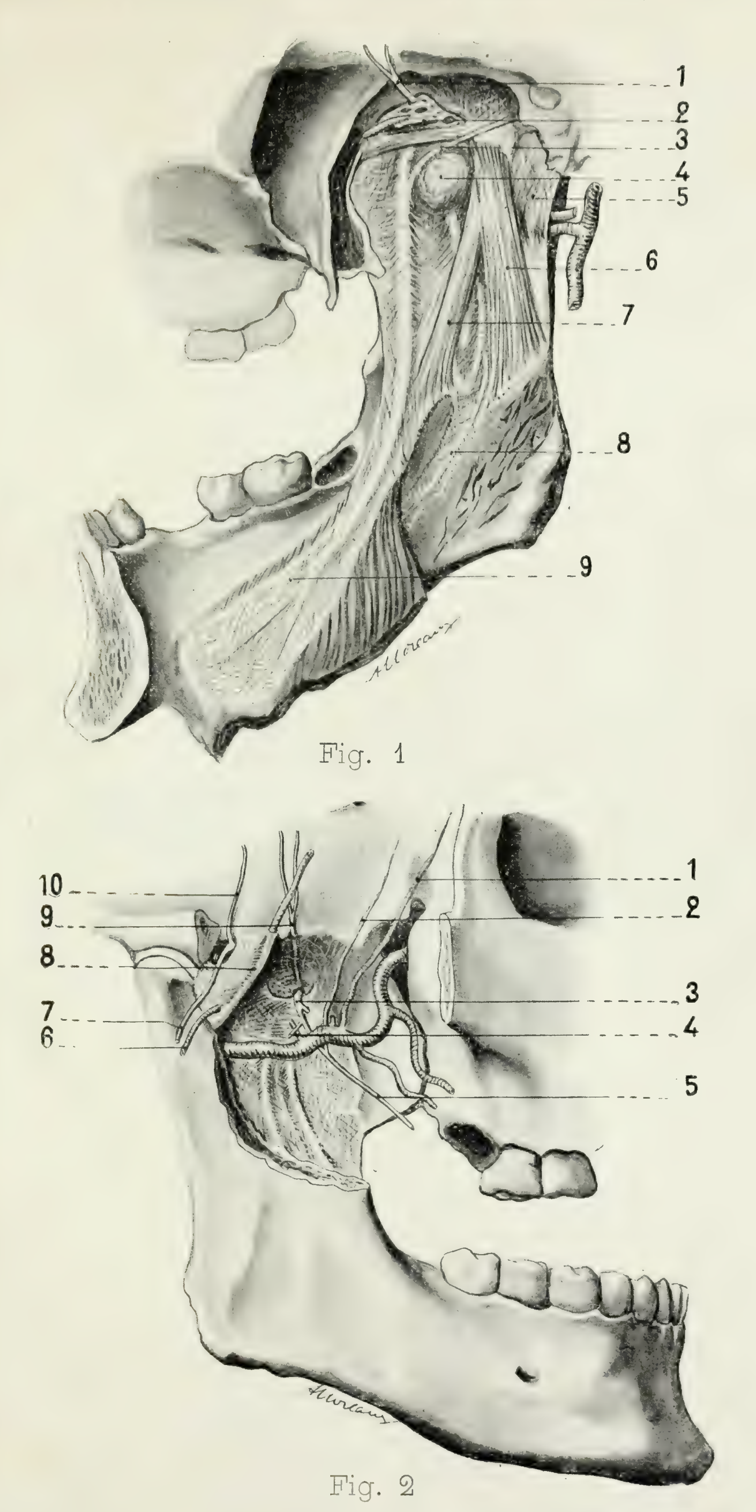


Phototypie Berthaud, Paris

Les leucocytes du Caméléon.

KOLLMANN

Librairie Félix Alcan.



Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

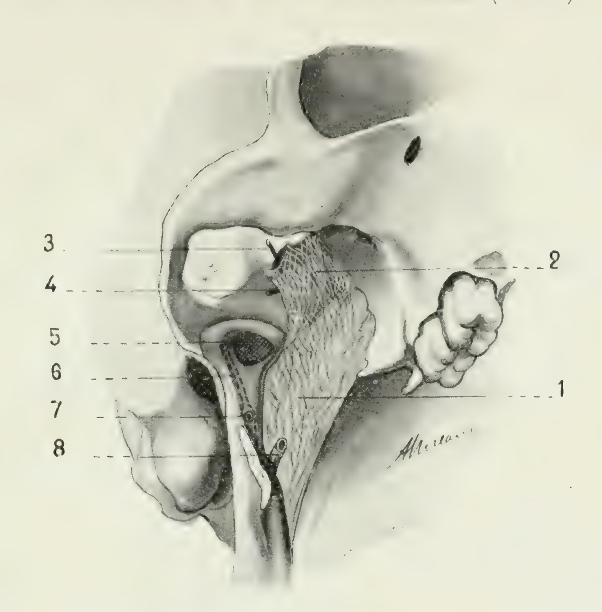


Fig. 3

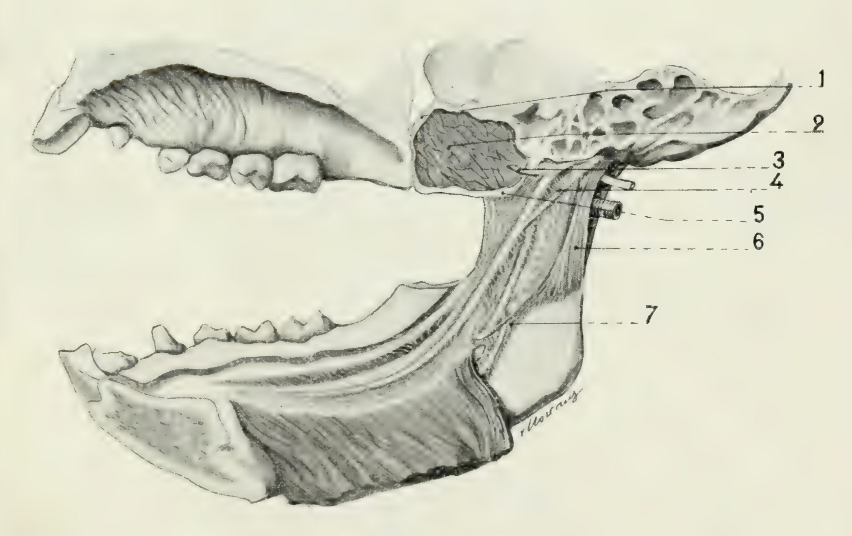


Fig. 4

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. *Imp. Brodard.*

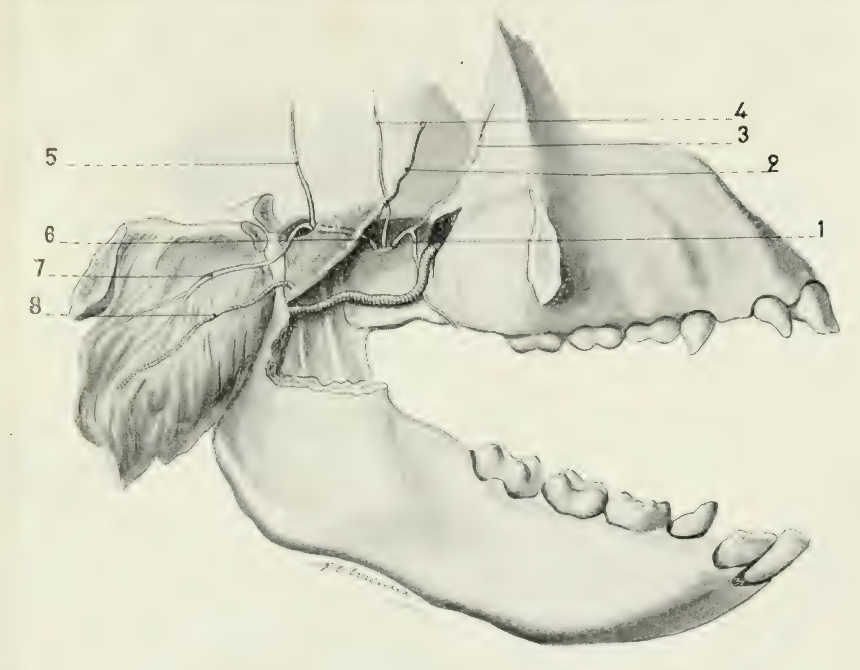


Fig. 5



Fig. 6

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

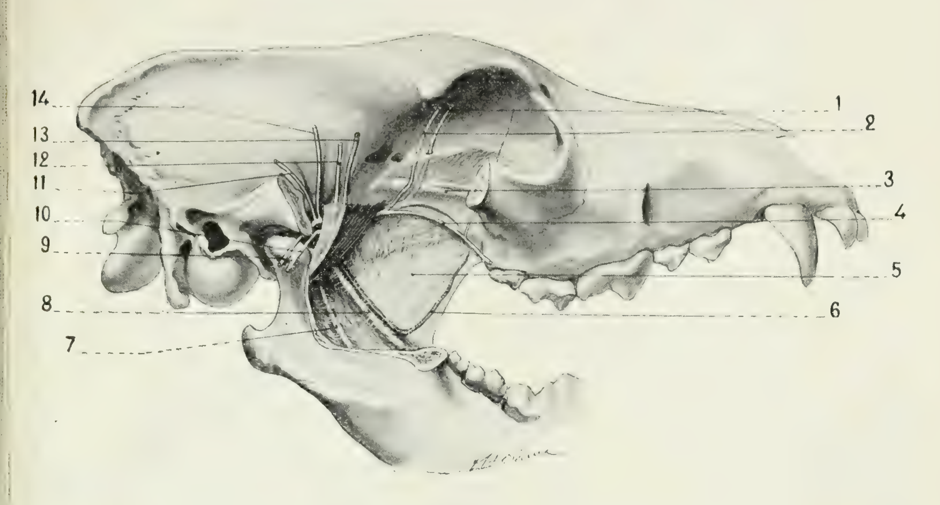


Fig. 7

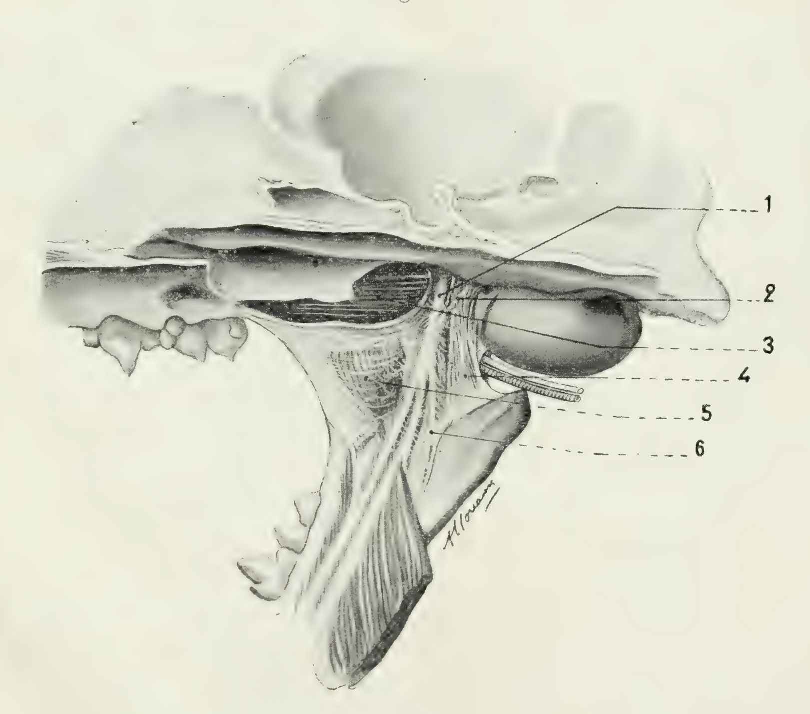


Fig. 8

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE.

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.

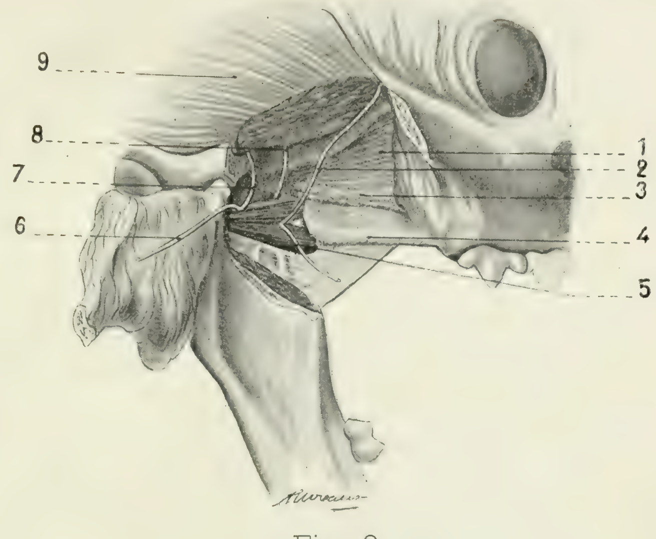


Fig. 9

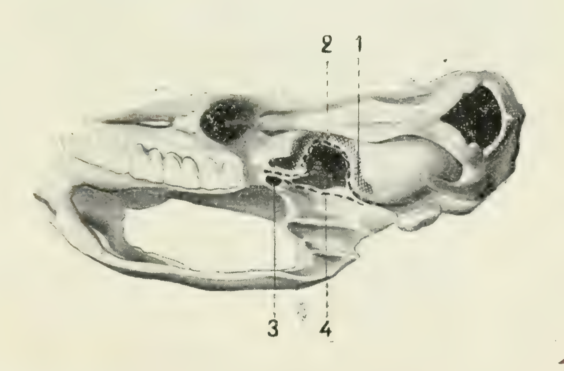


Fig. 10

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. *Imp. Brodard.*

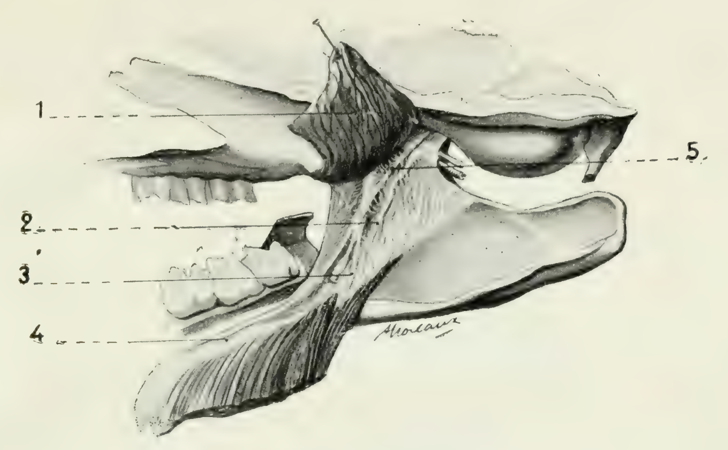


Fig. 11

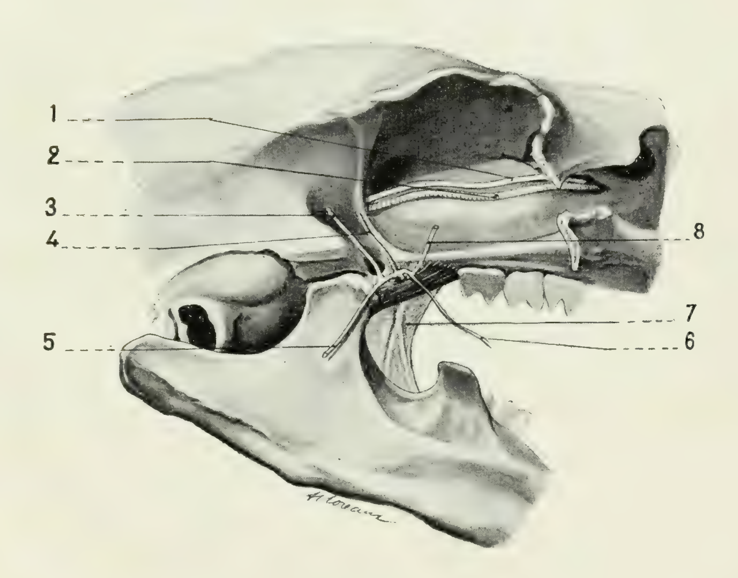


Fig. 12

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire
chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 13

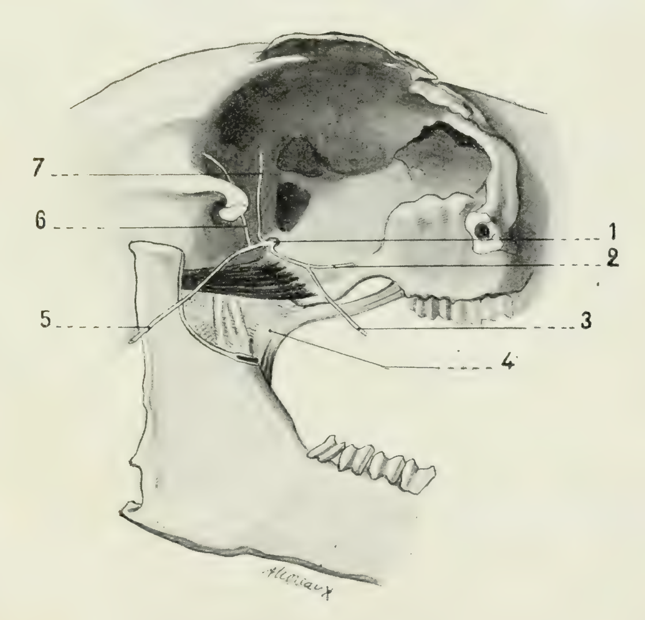


Fig. 14

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard

Fig. 15

Fig. 16

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire.

Lib. F. Alcan. A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE Imp. Brodard.



Fig. 17

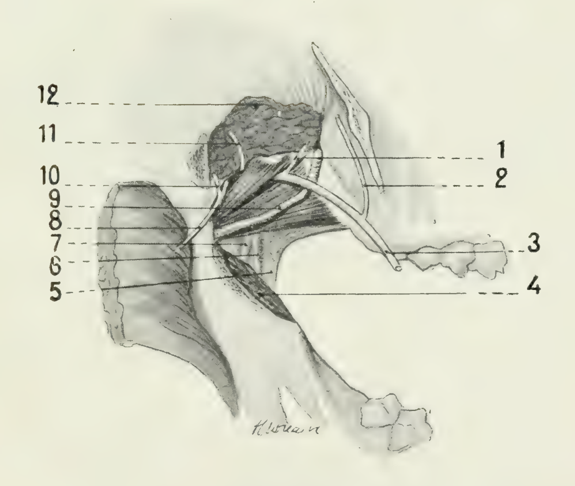


Fig. 18

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire chez l'Homme et chez quelques Mammifères.

A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE

Librairie Félix Alcan. Imp. Brodard.



Fig. 19

Fig. 20

Les formations aponévrotiques de la région ptérygo-maxillaire.

Lib. F. Alcan. A. HOVELACQUE et M. VIRENQUE *Imp. Brodard.*

